

Федеральное государственное бюджетное учреждение науки
Институт биологии моря им. А.В. Жирмунского
Дальневосточного отделения Российской академии наук
(ИБМ ДВО РАН)



Программа и материалы
Научной конференции, посвященной
памяти академика В.Л. Касьянова

6-7 октября 2015 г.
Владивосток

СОДЕРЖАНИЕ

ПАЛЕОНТОЛОГИЧЕСКИЙ ПАРАДОКС В КОНТЕКСТЕ ГЛОБАЛЬНОГО ЭВОЛЮЦИОНИЗМА А.С. Бурундуков, А.Л. Дроздов	4
МОЛЕКУЛЯРНАЯ ЭВОЛЮЦИЯ ГЕНА <i>bindin</i> У МОРСКИХ ЕЖЕЙ Е.С. Балакирев, М. Анисимова, В.А. Павлючков, Ф.ДЖ. Айала	10
ИЗМЕНЧИВОСТЬ ВЕРТИКАЛЬНОГО РАСПРЕДЕЛЕНИЯ МОЛОДИ ДВУХ ПРОМЫСЛОВЫХ ДВУСТВОРЧАТЫХМОЛЛЮСКОВ ПОД ВОЗДЕЙСТВИЕМ КЛИМАТИЧЕСКИХ ФАКТОРОВ Д.Д. Габаев.....	11
ЛИЧИНОЧНОЕ РАЗВИТИЕ <i>DIADEMA SETOSUM</i> (LESKE, 1778) ИЗ ЗАЛИВА НЯ ЧАНГ (ЮЖНО- КИТАЙСКОЕ МОРЕ) С.Ш. Даутов	17
«ЛИТОФАГИЯ» КЛИПЕАСТЕРОИДЕЙ РОДА <i>SCAPHESCHINUS</i> Ю.Н. Елькин	21
КОЛИФАГИ Т4-ТИПА ИЗ МОРСКИХ И ПРЕСНЫХ ВОД Г.ВЛАДИВОСТОКА А.А.Зимин, Н. Ашина, Л.Ф. Нигматуллина, Н.Э.Скобликов, Н.Е. Сузина, А.Л. Дроздов	23
РЕПРОДУКТИВНАЯ СТРАТЕГИЯ И ЭВОЛЮЦИЯ РАЗВИТИЯ В.В. Исаева.....	26
БИОИНДИКАЦИЯ РАДИОАКТИВНОГО ЗАГРЯЗНЕНИЯ МОРСКОЙ СРЕДЫ С ПОМОЩЬЮ ЦИТОЛОГИЧЕСКОГО ИССЛЕДОВАНИЯ ЩЕТИНКОЧЕЛЮСТНЫХ А.П. Касаткина, М.В. Столярова	31
ВОПРОСЫ УПРАВЛЕНИЯ В РЫБНОМ ХОЗЯЙСТВЕ Е.В. Осипов.....	38
КЛИМАТИЧЕСКИЕ АНОМАЛИИ В УМЕРЕННЫХ ШИРОТАХ АЗИАТСКО-ТИХООКЕАНСКОГО РЕГИОНА И ИХ ВЗАИМОСВЯЗИ В.И. Пономарев, Е.В. Дмитриева, С.П. Шкорба.....	40
СИНОПТИЧЕСКАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ ЦИРКУЛЯЦИИ В ЗАЛИВЕ ПЕТРА ВЕЛИКОГО И ПРИЛЕГАЮЩЕЙ ЧАСТИ ЯПОНСКОГО МОРЯ В.И. Пономарев, П.А. Файман, В.А. Дубина, И.В. Машкина	45
РЕПРОДУКТИВНЫЕ СТРАТЕГИИ ПОЛИХЕТ В.И. Радашевский	51
РАСЧЁТ СКОРОСТИ ИЗМЕНЕНИЙ В БИОЛОГИЧЕСКОЙ СИСТЕМЕ ДЛЯ ВЫЯВЛЕНИЯ ОТДЕЛЬНЫХ ФАЗ РАЗВИТИЯ В.В. Суханов, О.И. Кириллов	52
ЗООПЛАНКТОН ЗАЛИВА АКАДЕМИИ (ОХОТСКОЕ МОРЕ) Н.В. Шлык, К.А. Рогачев	57
РОЛЬ МОРФОЛОГИИ ГАМЕТ В ГИБРИДИЗАЦИИ УСТРИЦ О.В. Юрченко, А.В. Калачев	58
МУЖСКИЕ ГАМЕТЫ ECDYSOZOA, ОБЩЕЕ ВПЕЧАТЛЕНИЕ. В.В. Юшин	61

ПРОГРАММА КОНФЕРЕНЦИИ

6 ОКТЯБРЯ

9:30

Начало регистрации

10:00

Открытие конференции - Академик А.В. Адрианов

УТРЕННЕЕ ЗАСЕДАНИЕ

(председатель А.Л. Дроздов)

10:10

В.В. Исаева

РЕПРОДУКТИВНАЯ СТРАТЕГИЯ И ЭВОЛЮЦИЯ РАЗВИТИЯ

10:50

В.В. Юшин

МУЖСКИЕ ГАМЕТЫ ECDYSOZOA, ОБЩЕЕ ВПЕЧАТЛЕНИЕ.

11:20

Кофе-брейк

11:40

О.В. Юрченко, А.В. Калачев

РОЛЬ МОРФОЛОГИИ ГАМЕТ В ГИБРИДИЗАЦИИ УСТРИЦ

12:00

С.Ш. Даутов

ЛИЧИНОЧНОЕ РАЗВИТИЕ *DIADEMA SETOSUM* (LESKE, 1778) ИЗ ЗАЛИВА ЧАНГ (ЮЖНО-КИТАЙСКОЕ МОРЕ)

13:00 - 14:00 Обед

ВЕЧЕРНЕЕ ЗАСЕДАНИЕ

(председатель Ю.К. Зограф)

14:00

В.В. Суханов, О.И. Кириллов

РАСЧЁТ СКОРОСТИ ИЗМЕНЕНИЙ В БИОЛОГИЧЕСКОЙ СИСТЕМЕ ДЛЯ ВЫЯВЛЕНИЯ ОТДЕЛЬНЫХ ФАЗ РАЗВИТИЯ

14:40

Е.С. Балакирев

МОЛЕКУЛЯРНАЯ ЭВОЛЮЦИЯ ГЕНА *bindin* У МОРСКИХ ЕЖЕЙ

15:15

Кофе-брейк

15:30

Д.Д. Габаев

ИЗМЕНЧИВОСТЬ ВЕРТИКАЛЬНОГО РАСПРЕДЕЛЕНИЯ МОЛОДИ ДВУХ ПРОМЫСЛОВЫХ ДВУСТВОРЧАТЫХ МОЛЛЮСКОВ ПОД ВОЗДЕЙСТВИЕМ КЛИМАТИЧЕСКИХ ФАКТОРОВ

16:00

В.И. Радашевский

РЕПРОДУКТИВНЫЕ СТРАТЕГИИ ПОЛИХЕТ

7 ОКТЯБРЯ
УТРЕННЕЕ ЗАСЕДАНИЕ
(председатель В.И. Радашевский)

10:00

В.И. Пономарев, Е.В. Дмитриева, С.П. Шкорба

КЛИМАТИЧЕСКИЕ АНОМАЛИИ В УМЕРЕННЫХ ШИРОТАХ АЗИАТСКО-ТИХООКЕАНСКОГО РЕГИОНА И ИХ ВЗАИМОСВЯЗИ

10:30

Н.В. Шлык, К.А. Рогачев

ЗООПЛАНКТОН ЗАЛИВА АКАДЕМИИ (ОХОТСКОЕ МОРЕ)

10:50

Кофе-брейк

11:10

В.И. Пономарев, П.А. Файман, В.А. Дубина, И.В. Машкина

СИНОПТИЧЕСКАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ ЦИРКУЛЯЦИИ В ЗАЛИВЕ ПЕТРА ВЕЛИКОГО И ПРИЛЕГАЮЩЕЙ ЧАСТИ ЯПОНСКОГО МОРЯ

11:40

А.П. Касаткина, М.В. Столярова

БИОИНДИКАЦИЯ РАДИОАКТИВНОГО ЗАГРЯЗНЕНИЯ МОРСКОЙ СРЕДЫ С ПОМОЩЬЮ ЦИТОЛОГИЧЕСКОГО ИССЛЕДОВАНИЯ ЩЕТИНКОЧЕЛЮСТНЫХ

13:00 – 14:00

Обед

ВЕЧЕРНЕЕ ЗАСЕДАНИЕ
(председатель В.В. Юшин)

14:00

Е.В. Осипов

ВОПРОСЫ УПРАВЛЕНИЯ В РЫБНОМ ХОЗЯЙСТВЕ

14:30

А.С. Бурундуков, А.Л. Дроздов

ПАЛЕОНТОЛОГИЧЕСКИЙ ПАРАДОКС В КОНТЕКСТЕ ГЛОБАЛЬНОГО ЭВОЛЮЦИОНИЗМА

15:00

Ю.Н. Елькин

«ЛИТОФАГИЯ» КЛИПЕАСТЕРОИДЕЙ РОДА *SCAPHESCHINUS*

15:30

А.А. Зимин, Н. Ашина, Л.Ф. Нигматуллина, Н.Э. Скобликов, Н.Е. Сузина, А.Л. Дроздов

КОЛИФАГИ Т4-ТИПА ИЗ МОРСКИХ И ПРЕСНЫХ ВОД Г.ВЛАДИВОСТОКА

16:00

Общая дискуссия и закрытие конференции

ПАЛЕОНТОЛОГИЧЕСКИЙ ПАРАДОКС В КОНТЕКСТЕ ГЛОБАЛЬНОГО ЭВОЛЮЦИОНИЗМА

А.С Бурундуков¹, А.Л. Дроздов^{1,2}

¹Дальневосточный федеральный университет, Владивосток

²Институт биологии моря им. А.В. Жирмунского ДВО РАН, Владивосток

aleksandr.burundukov2012@mail.ru

Под термином «глобальный эволюционизм» мы понимаем расширение концепции биологической эволюции на все процессы, связанные с усложнением структуры Универсума, начиная с первых мгновений Большого взрыва до наших дней. Глобальный эволюционизм – универсальная всеобъемлющая концепция развития неорганического, органического и социального миров. Он опирается на идею о единстве, взаимосвязанности и взаимообусловленности мироздания и представлении о том, что весь мир является целостной эволюционирующей системой. Однако попытки наведения мостов и объединения картин мира между космологами, астрофизиками с одной стороны и специалистами в области наук о Земле и биологами с другой осложняются из-за возникающих парадоксов, настоятельно требующих своего разрешения.

Одним из них и, по нашему мнению, наиболее существенным, является **палеонтологический парадокс**, заключающийся в том, что многие биологические организмы, оставившие неоспоримые свидетельства факта своего существования в каменной летописи Земли, сегодня обитать на ней не смогли бы просто физически. Так, механическая прочность хитина не позволила бы жившим в силуре-карбоне двухметровым многоножкам *Arthropleura armata* достигать сегодня такой длины. Мощности, развиваемой двигательной системой стрекоз *Dictyoneurida* (с размахом крыльев до 43 см) или *Meganeuropsis permiana* (с размахом крыльев до 71 см), живших с карбона по пермь, не хватило бы, чтобы непринужденно порхать ныне в погоне за современными мошками. Да и система трахейного дыхания не позволила бы им достичь в наше время таких размеров. А как объяснить существование огромных птерозавров позднего мелового периода, таких, как *Quetzalcoatlus* с размахом крыльев 12 или даже 15 м или обнаруженный в 2002 году и датированный маастрихтом *Hatzegopteryx* с размахом крыльев 10–11 м? А что делать с фантастическими, невероятными массами гигантских сухопутных динозавров, таких как *Amphicoelias*, *Seismosaurus* или *Bruhathkayosaurus*?

В условиях стремительного разрушения междисциплинарных барьеров уже невозможно не обращать внимания на вопиющие противоречия палеонтологии, геофизики

и физики, считая это не своим делом, за которое когда-нибудь, возможно, возьмутся специалисты других естественнонаучных дисциплин.

Кости позвоночных животных представляют собой композитный материал, в котором фосфат кальция отложен на органическую матрицу. Как и все материалы, кости имеют характеристики предельной прочности. Величина их предельного растяжения составляет 130, а предельного сжатия – 170 (МН/м²). Если давление на кость превышает предел прочности материала кости, она ломается. Когда крупные млекопитающие поднимаются с земли, они напрягают для этого все имеющиеся силы. Этим объясняется то, что слоны и жирафы могут спать стоя. Киты – самые крупные современные млекопитающие: вес синих китов может достигать 180 тонн. У большинства китообразных при попадании на сушу кости ломаются под собственным весом, поскольку исчезает архимедова сила, в воде поддерживавшая тело животных в гидростатическом равновесии.

Проблемы, связанные с механикой и аэродинамикой полета требуют введения достаточно большого числа вспомогательных гипотез (о характере полета – планирующего или машущего, плотности воздуха, парциальном давлении кислорода и пр.), что существенно снижает убедительность разрабатываемой концепции. Поэтому, несмотря на весьма перспективные ограничения, связанные с мощностью, которую должно развивать летающее животное размера L (например, согласно Дж. Смигу (Смит, 2005) эта мощность $\sim L^{3,5}$ уже для планирующего полета), в настоящей работе мы займемся лишь анализом изменения со временем максимальных масс наземных животных, обнаруженных палеонтологами.

Методом наименьших квадратов авторы проанализировали изменения массы одиннадцати наиболее крупных (за последние 150 млн. лет) сухопутных животных и установили, что максимальная в конкретный геологический период масса $m(t)$ уменьшалась по экспоненциальному закону

$$m(t) = m_0 \exp[at] = 17,6 \left[\text{т} \right] \exp(0,01464 \cdot t[\text{млн. лет}]),$$

где $m_0 = 17,6$ тонн – оценка верхнего предела массы современного наземного животного, а время отсчитывается в миллионах лет тому назад.

Эволюционные преимущества, связанные с увеличением массы животного не беспредельны. Согласно Дж. Смигу, популяризовавшему применение теории размерностей в биологии (Смит, 2005), при увеличении размеров сухопутного животного L , при неизменной плотности ρ биологических тканей его масса m также увеличивается,

причем $m \sim \rho L^3$. Прочность же костей определяется площадью их поперечного сечения $\sim L^2$, таким образом, нагрузка на кости растет быстрее, чем их прочность, а так как графики параболы и кубической функции неизбежно пересекутся, то существует критическая точка, за которой прочности костей и мышц не хватит, чтобы удержать тело на ногах. Теория размерностей позволяет легко найти эту критическую точку, связав максимальную массу m_c ускорением свободного падения g . В настоящее время максимальный вес животного определяется из соотношения

$$m_0 g_0 \sim \rho L^3 g_0 = k L^2,$$

где $g_0 = 9,8156 \text{ м/с}^2$ на широте г. Москвы, а k – постоянная, имеющая размерность $[\text{кг} \cdot \text{м}^{-1} \cdot \text{с}^{-2} = \text{Н/м}^2]$, определяющая прочность костей в зависимости от площади их поперечного сечения. Из этого уравнения следует, что ускорение свободного падения g росло по экспоненте

$$g(t) = g_0 e^{-\alpha t/3},$$

то есть за последние 150 млн. лет g должно было увеличиться примерно в $\exp(0,732) \approx 2,079$ раза.

Рассмотрим, от каких факторов может зависеть столь значительное изменение g . Если считать, в грубом приближении, что Земля сферическая и не вращается, то из закона всемирного тяготения следует, что ускорение свободного падения на ее поверхности равно

$$g(t) = (GM_{\oplus}(t))/R^2.$$

Так как физические эксперименты и астрономические наблюдения согласуются с предположением о неизменности ньютоновской постоянной G в наблюдаемой пространственно-временной области Вселенной (Клапдор-Клайнротхаус, Штаудт, 1997), то изменение ускорения свободного падения g может зависеть только от отношения M_{\oplus}/R^2 .

Модели с постоянной массой Земли. При постоянной массе Земли увеличение g в 2,079 раза могло бы обеспечить уменьшение ее радиуса в 1,44 раза, но это предположение опровергается геофизическими данными, так как при таком уменьшении на ее поверхности невозможно образование молодой океанической коры, вся поверхность Земли имела бы один и тот же возраст. Увеличение же со временем радиуса при неизменной массе, как это предлагается в моделях, основанных на «гипотезе изначально гидридной Земли» В.Н. Ларина (Ларин, 1980) лишь усугубляет палеонтологический парадокс, так как в этом случае g в прошлом было **больше** сегодняшнего значения.

Модели с переменной массой Земли. В связи с тем, что у нас нет оснований предполагать уменьшения массы Земли ($dM_{\oplus} < 0$), остается предположить, что за прошедшие 150 млн. лет масса Земли увеличилась ($dM_{\oplus} > 0$, что вызывает невольную ассоциацию со вторым началом термодинамики) и существенно. Есть несколько гипотез, в рамках которых предприняты попытки объяснения такого увеличения массы. Их можно разделить на две категории на основании локализации источника поступления массы: 1) внутренний источник, когда новая масса образуется внутри Земли; 2) внешний, когда дополнительная масса поступает из космического пространства. К первой группе относятся концепция Кэри и гипотезы трансмутации гипотетической субстанции в вещество, ко второй – адунационная модель Казанского и аккреционная модель Дроздова.

В концепции С.У. Кэри (Кэри, 1991) увеличение массы «объясняется» постулированием существования экспериментально неverifiedируемого процесса рождения вещества в центре Земли, явно нарушающего закон сохранения вещества, энергии и *CPT*-инвариантность физических законов. Кэри предположил, что ненаблюдаемый процесс рождения вещества проходит не в межгалактическом пространстве, как в модели Хойла-Боден-Голда (Hoyle, 1948), а в недрах Земли, что не повышает шансов на его регистрацию, но лишает даже призрачного космологического обоснования. Более того, так как *CPT*-инвариантность, согласно *CPT*-теореме Паули-Людерса-Швингера – фундаментальное основание любой локальной квантовой теории поля, то введение этой *ad hoc*-гипотезы, «спасая» умозрительные спекуляции геофизиков и геоморфологов, практически выводит модель Кэри за границы естественно-научного мировоззрения и даже натурфилософии, поскольку отрицает основной тезис милетской школы «из ничего ничего не происходит», что превращает дискуссию о применимости этой модели в дремучую схоластику.

В адунационной модели Б.А. Казанского (Казанский, 2002) такое увеличение массы связано с «мягкой» аккрецией двух небесных тел – Пангеи и Панталассы в конце перми – начале триаса, настолько мягкой, что при этом космическом катаклизме биотапротопланет как-то умудряется сохраниться. Попытка Казанского обосновать свою модель существованием астероидов гантелеобразной формы неубедительна, так как для небесных тел небольшой, как у астероидов, массы приливных сил, действующих между ними, явно недостаточно, чтобы разорвать межатомные и межмолекулярные взаимодействия внутри этих тел. Для небесных же объектов с размерами и массами порядка размеров и масс планет существует ограничение, называемое пределом Роша. Предел Роша – это критический радиус круговой орбиты спутника, обращающегося вокруг планеты, на котором приливные силы, вызванные гравитацией центрального тела,

равны силам самогравитации спутника. При сближении небесных тел на расстояние меньше этого предела происходит разрушение спутника. Например, для системы Земля-Луна предел Роша составляет 9376 км в приближении «твердого» и 18305 км в приближении «жидкого» спутника. Поэтому «мягкая» посадка одного небесного тела на другое с массами порядка массы Земли без механического разрушения одного или обоих сразу и без выделения огромного количества энергии, не оставляющей никаких шансов на выживание биоты, невозможна. Но даже этот фантастический сценарий способен объяснить разве что огромные размеры стрекоз *Meganeura* в карбоне-перми, но отнюдь не гигантские массы исполинских динозавров юры и мела.

Остается единственный выход – предположить, что масса Земли могла увеличиться в результате аккреции на ее поверхность огромного количества сравнительно мелких метеоритов и космической пыли (Дроздов, 2005). Такой процесс гипотетически возможен либо в результате попадания Солнечной системы в плотное облако межзвездной космической пыли 150-200 млн. лет назад, либо в результате разрушения уже существовавших планет (например, таких как Фазтон) примерно в то же время. В этом случае большие количества вещества, выпадавшие на начальной стадии аккреции, могли бы объяснить пермь-триасовое вымирание. Выпадающее вещество за счет гидрологического цикла могло выноситься в океан в виде донных осадков и в результате субдукции частично погружаться в мантию, а отчасти принимать участие в геологическом формировании континентальных окраин. При этом должны одновременно увеличиваться и масса, и размеры Земли.

Радиус Земли 150–200 млн. лет назад был в 2,079 раза меньше современного среднего значения $R_0 = 6371030$ м. Увеличение размеров Земли в 2 раза постулировалось в гипотезах расширяющейся Земли О.К. Хильгенберга (Hilgenberg, 1933) и Кэри-Фогеля (Кэри, 1991), так как именно в два раза нужно уменьшить размеры современной Земли для того, чтобы при сборке геофизического пазла совместить очертания всех материков и покрыть непрерывной континентальной корой практически всю поверхность Земли, за исключение небольшой, относительно всей поверхности Земли, области Восточного Средиземноморья, где возраст древней океанической коры достигает почти 280 млн. лет. Исходя из наших оценок, за эти 150–200 млн. лет площадь земной поверхности увеличилась в 4,32 раза, т.е. на 76,81%, что вполне удовлетворительно для столь грубой оценки, и соответствует площади океанической коры, а объем Земли увеличился примерно в 9 раз.

Гипотеза «расширяющейся Земли» хорошо объясняет факт увеличения площади суши с докембрия по настоящее время. В период возникновения жизни на Земле ее

значительно меньшая, чем в настоящее время, поверхность, по-видимому, была почти полностью покрыта водой, являясь как бы одним огромным, но относительно мелководным океаном. После выхода растений на сушу их эволюция шла по пути приспособления ко все возрастающей в планетарном масштабе аридности климата и все увеличивающейся яркости солнечного света на поверхности Земли. Это можно связать с прогрессирующим увеличением земной поверхности. Изменения земной поверхности, предполагаемые на основе гипотезы расширяющейся Земли, вполне определенно вели ко все большей континентальности климата и прогрессирующему иссушению формирующихся континентов. Из растений наиболее приспособляемыми к новым условиям оказались покрытосемянные (Цвелев, 1969). По мнению этого автора, ксероморфогенез в его широком понимании (не только как процесс, ведущий к формированию ксерофитов) был основным направлением в эволюции как растений, так и животных. Растения эволюционировали от споровых к голосемянным и затем к покрытосемянным, а наземные животные – от амфибий к рептилиям и затем к млекопитающим. Это было результатом приспособления ко все ухудшающимся в отношении влажности и тепла условиям обитания (Цвелев, 1995).

ЛИТЕРАТУРА

- Дроздов А.Л.* Биология для физиков и химиков. Владивосток: 2005. Изд-во ДВГУ. 414 с.
- Казанский Б.А.* Палеорекострукции в моделировании эволюции Земли. 2002. Владивосток: Дальнаука. 108 с.
- Кландор-Клайнротхаус Г.В., Штаудт А.* Неускорительная физика элементарных частиц. 1997. М.: Наука. Физматлит. 528 с.
- Кэри С.У.* В поисках закономерностей развития Земли и Вселенной: История догм в науках о Земле. 1991. М.: Мир. 447 с.
- Ларин В.Н.*, Гипотеза изначально гидридной Земли. 1980. М.: Недра. 216 с.
- Смит Дж.* Математические идеи в биологии. 2005. М.: Комкнига. 176 с.
- Цвелев Н.Н.* Некоторые вопросы эволюции растительного мира и гипотеза «расширяющейся земли» // Бюл. МОИП. 1969. Отд. биол. Т. 74, вып. 4. С. 27-36.
- Цвелев Н.Н.* Некоторые вопросы эволюции биоты и гипотеза расширяющейся земли // Труды пятой молодежной конференции ботаников в Санкт-Петербурге. СПб. 1995. С. 3-6.
- Hilgenberg O.C.,* Von wachsenden Erdball (The expanding Earth). Berlin: Giessmann & Bartsch, 1933. 56 p. – Bibcode: 1933QB981.H6... – OCLC 72197475
- Hoyle F.,* A new model for the expanding universe // Mon. Not. Roy. Astron. Soc. 1948V. 108, P. 372-382.

МОЛЕКУЛЯРНАЯ ЭВОЛЮЦИЯ ГЕНА *BINDIN* У МОРСКИХ ЕЖЕЙ

Е.С. Балакирев^{1,2,3}, М. Анисимова⁴, В.А. Павлючков⁵, Ф.Дж. Айала³

¹ Институт биологии моря им. А.В. Жирмунского ДВО РАН, Владивосток

² Дальневосточный Федеральный Университет, Владивосток

³ Department of Ecology and Evolutionary Biology, University of California, 321 Steinhaus Hall, Irvine, CA 92697-2525, USA

⁴ Institute of Applied Simulation, School of Life Sciences and Facility Management, Zürich University of Applied Sciences, Wädenswil 8820, Switzerland, and Swiss Institute of Bioinformatics, Lausanne 1015, Switzerland

⁵ Тихоокеанский научно-исследовательский рыбохозяйственный центр (ТИНРО-Центр), Владивосток

Ген *bindin* кодирует белок распознавания гамет, который играет важную роль в конспецифическом оплодотворении и репродуктивной изоляции у морских ежей. Молекулярная эволюция гена хорошо исследована, однако основное внимание уделено кодирующей последовательности. Интрон гена *bindin* практически не исследован. В настоящей работе анализируется эволюция гена *bindin*, включая интрон, у морского ежа *Strongylocentrotus intermedius*, представленного двумя морфологическими формами. Для сравнительных целей исследованы также последовательности гена *bindin* у *S. pallidus* и *S. droebachiensis*.

Выявлено статистически существенное отклонение от нейтральности не только в кодирующих последовательностях, но и в интроне гена *bindin*. Полученные данные впервые указывают на функциональную важность нуклеотидного полиморфизма интрона гена *bindin* у морских ежей. Обнаружены некоторые отличия паттернов изменчивости и отбора у морфологических форм *S. intermedius*, что подтверждает уникальные эволюционные траектории каждой из форм и служит основанием для рассмотрения их по отдельности в отношении сохранения биоразнообразия и менеджмента.

ИЗМЕНЧИВОСТЬ ВЕРТИКАЛЬНОГО РАСПРЕДЕЛЕНИЯ МОЛОДИ ДВУХ ПРОМЫСЛОВЫХ ДВУСТВОРЧАТЫХ МОЛЛЮСКОВ ПОД ВОЗДЕЙСТВИЕМ КЛИМАТИЧЕСКИХ ФАКТОРОВ

Д.Д. Габаев

Институт биологии моря им. А.В. Жирмунского ДВО РАН, Владивосток

gabaevdd@mail.ru

Представлены результаты многолетнего исследования вертикального распределения основного объекта марикультуры Приморья – приморского гребешка *Mizuhopecten* (= *Patinopecten*) *yessoensis* и тихоокеанской мидии *Mytilus trossulus* на гребешковых коллекторах у побережья Приморья (Японское/Восточное море). Тихоокеанская мидия – пищевой конкурент, снижающий выживаемость и темпы роста приморского гребешка. На коллекторах, помещенных нами в 1999 г. в Амурском заливе в горизонте 0.5-6.0 м обилие *M. trossulus* составило 7425.0-3578.0 экз./м², что уже осенью привело к полной гибели *M. yessoensis* [1]. Чтобы снизить негативное воздействие мидии требовалось определить экологические предпочтения этих видов, способствующие поиску реализованной ниши.

Цель представленного исследования – изучение вертикального распределения двух основных видов-обрастателей гребешковых коллекторов и его изменчивости под воздействием климатических факторов.

Для определения оптимальных сроков погружения гребешковых коллекторов время начала нереста приморского гребешка выявляли по гонадному индексу. Через неделю после нереста, раз в два-три дня на горизонте 0-10 м на 1-3 станциях в б. Миносок зал. Посъета (1977-1990 гг., 1995 и 1996 гг.) и в Амурском заливе (1999 г.) сетью Апштейна с размером ячеек 100 мкм брали планктонные пробы, которые фиксировали 4% формальдегидом. Просчет и измерение личинок гребешка и мидии проводили в камере Богорова под микроскопом МБС-9, а их численность пересчитывали на 1 м³. После появления в планктоне личинок гребешка с раковиной длиной 250 мкм (стадия оседания), на 12 станциях северо-западной части зал. Посъета в 1978-1982, 1985 и 1989 гг., а в 1990 - 2014 гг. – в б. Миносок (ст. 1) выставляли гирлянды сетчатых коллекторов японской конструкции. Основную массу этих коллекторов помещали на дно. Суммарно коллекторы охватывали горизонт 0-26 м. После того, как высота раковины молоди гребешка достигала 8-10 мм, часть коллекторов поднимали на поверхность. Гребешка и тихоокеанскую мидию снимали с субстратов и подсчитывали живых и мертвых особей. Уровень воспроизводства этих моллюсков определяли путем сложения живых и мертвых особей. Для исследования

степени влияния климатических факторов на воспроизводство приморского гребешка и тихоокеанской мидии использовали ежесуточные значения температуры и солености воды, уровня моря, количество осадков, скорость и направление ветра за 1977-2014 гг., собранные Гидрометеостанцией (ГМС) п. Посыет (42°33'N, 130°48'E) и представленные автору сотрудником ТОИ ДВО РАН Ростовым И. Д. Степень климатического воздействия на вертикальное распределение и воспроизводство исследуемых беспозвоночных определяли путем статистического сравнения динамик климатических параметров с вертикальным распределением и динамикой их обилия. Статистическая обработка материалов была проведена с помощью STASISTICA 6 (StatSoftInc., Tulsa, Oklahoma, USA). Значения регрессионного анализа были тестированы на уровне $\alpha=0.05$.

Обработка планктонных проб показала, что в июне в планктоне присутствуют личинки обоих видов. Причем максимальное количество личинок гребешка обычно возникает на 15 дней раньше, чем мидии. Измеряя общее количество суточных колец на раковинах молоди гребешка, мы пришли к выводу, что оседание его личинок, как правило, в мелководных, быстрее прогреваемых районах на верхних горизонтах начинается раньше. Позже всего личинки гребешка оседали на станциях 3 и 6, приближенных к глубоководным скоплениям гребешка.

В первые два года наблюдений (1978-1979 гг.) на горизонте 0-16 м в зал. Посыета отмечалась достоверная положительная взаимосвязь между глубиной и обилием молоди ($R=0.430$ и 0.657 соответственно). В 1980 г. достоверный горизонт этой взаимосвязи поднялся до 13 м, а в 1982 г. – до 11.5 м. Между этим горизонтом и температурой на поверхности воды в июне наблюдается слабая положительная взаимосвязь: $R = 0.41$. В 1980 и 1982 гг. личинок было мало, и они предпочитали заселять более высокий горизонт. В 1985 и 1989 гг. между вертикальным распределением молоди и глубиной (0-16 м) вернулась достоверная взаимосвязь, причем как с положительным, так и с отрицательным знаком. В 1990 – 2014 гг. максимальное обилие молоди в 50% случаев наблюдалось на глубине 12.0 м, однако после холодных зим она поднималась выше. В 1997 и 2001г г. максимальная численность молоди отмечена на глубине 7.5 м, а в 2008 и 2012 гг. – на 9.5 м. В 2003 г. максимальное обилие молоди наблюдалось на 12.5 м, и в 2014 г. – на 12.0 м.

Интенсивная гидродинамика в открытой б. Кит, по-видимому, способствует тому, что оптимальный горизонт для оседания личинок опускается глубже, чем в зал. Посыета. Пелагические личинки также располагаются глубже 10 м. На горизонте 0-20 м их было в 1.5-2.0 раза больше, чем в слое 0-10 м. Сравнение вертикального распределения молоди в трех удаленных друг от друга районах в близкие годы показало некоторое сходство распределения в прол. Старка, о-в Попова (1984 г.), и в б. Кит (1985 г.): $R = 0.798$; $p =$

0.412. В зал. Владимира на коллекторах, помещенных в горизонте 0-9 м было замечено шестикратное возрастание численности молоди гребешка от поверхности до дна.

В 1978-1982 гг. в зал. Посьета между станциями часто наблюдалось высокое сходство в вертикальном распределении молоди, а на ст. 4 в течение трех лет оно было высоко-достоверным. До 1980 г. положительная взаимосвязь между глубиной и вертикальным распределением молоди в зал. Посьета была отмечена в 39.0% случаев. Начиная с 1980 г. частота положительной взаимосвязи возросла до 46.2%. Чаще всего положительная корреляция наблюдалась в 1979-1982 гг., когда средняя температура воды в июне была выше среднегодовой (17.08 против 16.87°C, соответственно). Существенное воздействие климата на вертикальное распределение молоди подтверждает многомерное масштабирование. Оно разбило материалы на две группы, как правило, различающиеся между собой временем наблюдения.

В полузакрытой б. Миносок (ст. 1) в отдельные годы (1987, 1993 и 1997) незначительное перемешивания воды в июне приводило к тому, что градиент температуры между поверхностью и дном достигал 6°C, и у дна температура опускалась ниже 10°C. В эти годы коллекторы, расположенные на глубине 13-14 м, были практически без молоди. На выходе из этой бухты на коллекторах, расположенных на 11.5 м, обилие гребешка было уже в 1.3 раза выше, чем на 9.5 м. На более открытой ст. 6, вследствие перемешивания, термоклин менее выражен, и молодь встречалась на максимальной глубине выставления коллекторов – 26 м, однако после 16 м ее численность резко уменьшалась.

Достоверная отрицательная взаимосвязь между глубиной и численностью молоди на некоторых мелководных станциях может возникать из-за резкого снижения обилия на нижних коллекторах. Сопоставление этих наблюдений с типом грунта позволяет предположить, что причиной плохого заселения личинками нижних коллекторов может стать илистый грунт. Как правило, в полутора метрах от илистого дна личинки плохо оседают на субстраты. У твердого дна увеличение численности молоди на нижнем горизонте происходило в 44.4% случаев, а у коллекторов, поставленных на мягкое дно, только в 25.0% случаев. Между урожайностью года и глубиной максимальной численности молоди на ст. 1 взаимосвязь не наблюдается ($R = 0,252$, $p = 0,299$), в то время как на ст. 2 и ст. 3 эта взаимосвязь слабо отрицательная ($R = -0.213$, $p = 0.685$ и $R = -0.227$, $p=0.665$ соответственно).

Вертикальное распределение молоди зависит и от орографии берега. Большая часть станций (55.6%), на которых в зал. Посьета отмечается положительная взаимосвязь между обилием молоди и глубиной открыты к превалирующим летом юго-восточным ветрам (ст.

3, 4, 5, 6, 7 и 11). В бухтах, закрытых к этим ветрам, уносит поверхностный слой и возникает подъем холодных вод к поверхности. В результате температура у поверхности бывает ниже, чем на глубине 5 и даже 10 м. Это приводит к тому, что между глубиной максимальной численности молودي на ст. 2 и силой ветра наблюдается отрицательная взаимосвязь ($R = -0.6374$; $p = 0.174$). Вследствие появления стратификации на закрытых станциях термотаксис личинок приводит к отрицательной взаимосвязи между вертикальным распределением и глубиной.

В верхнем 4-х метровом слое воды условия для заселения личинок гребешка более стабильны, чем на горизонте 6.0-15.0 м. Возможно, это связано с более равномерными температурными условиями у поверхности вследствие интенсивного перемешивания. Кластерный анализ вертикального распределения молودي за несколько лет показывает сходство как между станциями в течение одного года, так и между годами на одной и той же станции. Чаще всего сходство между станциями наблюдается в годы с близким уровнем воспроизводства и, следовательно, со сходными климатическими условиями. Результаты оседания личинок на коллекторы, выставленные в разное время, также поддерживают тезис о влиянии климатических параметров на вертикальное распределение молودي. На коллекторах, выставляемых одновременно, сходство наблюдается чаще. Достоверные положительные взаимосвязи между средними значениями вертикального распределения молودي в зал. Посъета обнаружены между 1979 и 1982 гг., между 1980 и 1989 гг., а также между 1981 и 1989 гг.

На воспроизводство гребешка наиболее существенно влияют осадки, высота прилива, скорость и направление ветра. Глубину максимальной численности молودي в б. Миносок в наибольшей степени определяют почти те же факторы: скорость и направление ветра, осадки и температура на поверхности воды в июне. В то же время на открытой ст. 3 на глубину максимальной численности молودي в большей степени влияет солнечная активность, а на ст. 2 – соленость, температура на поверхности воды и солнечная активность в предыдущий год. В 1978, 1979 и 1981 гг. вертикальное распределение молودي гребешка в зал. Посъета зависело от направления ветра, а в 1979 г. еще и от высоты приливов в июне. В 1989 г. вертикальное распределение этого моллюска было хорошо взаимосвязано со скоростью ветра. Климатические факторы в зал. Посъета довольно часто демонстрируют 10 и 20-летнюю повторяемость, что может быть использовано при прогнозировании будущего горизонта размещения коллекторов. Исследуемые виды двустворчатых моллюсков имеют разные температурные предпочтения, приводящие к разному времени начала нереста, его продолжительности [2], и разному времени прикрепления личинок к субстрату. У личинок мидии отмечается

положительный фототаксис [3], поэтому ее молодь в большом количестве встречается у поверхности [4], и при заселении на один и тот же субстрат эти виды занимают различное местоположение [5]. В урожайные годы, начиная с глубины 8 м, численность молоди гребешка превышает 200 экз./м², а на глубинах от 10 до 15 м она превосходит обилие тихоокеанской мидии. Однако с 15 до 25.5 м преобладание мидии восстанавливается. Следовательно, наиболее оптимальный горизонт для сбора и подращивания личинок гребешка располагается на глубине 10-15 м, а с учетом новых наблюдений, проводимых в период заметного изменения климата, этот горизонт требуется сузить до 9.5-15 м.

Исследования вертикального распределения молоди *M. trossulus* показали, что оно отрицательно взаимосвязано с глубиной, причем недостоверная корреляция наблюдалась только один год (1984). Наиболее значительная отрицательная взаимосвязь наблюдалась в 1979 и 1980 гг. на ст. 4 ($R = -0.946$ и -0.910 , соответственно), в 1981 г. на ст. 1, а в 1985 г. на ст. 6 и ст. 3 ($R = -0.927$; -0.962 и -0.921 , соответственно). Несмотря на различия в уровне воспроизводства мидии за три года наблюдений, вертикальное распределение молоди в зал. Посыета было сходным. Близкая картина наблюдалась и на севере Приморья, но была более сглажена из-за сильного перемешивания воды.

Климатические особенности года в зал. Посыета воздействуют на вертикальное распределение, по-видимому, сходным образом, поскольку (nMDS) анализ показал довольно четкое разделение наших материалов на две области. В левую область попали в основном 1980 и 1982 гг., а в правую – 1978 и 1979 гг. Наиболее изменчивым горизонтом у молоди оказался средний слой – 2.5-8.5 м, и в близкие годы между станциями наблюдается сходство в вертикальном распределении молоди. Наибольшее сходство наблюдалось между 1978, 1979 и 1983 гг., причем в 1980 и 1983 гг. наиболее значительное влияние на этот процесс оказывала высота прилива, а в 1981 г – скорость ветра в июне. На воспроизводство мидии на ст. 1 наиболее существенное воздействие оказывает температура на поверхности воды и высота приливов в июне. Это же подтверждают многолетние наблюдения за обилием молоди на мидийных коллекторах, помещенных в горизонте 0-4 м, и на гребешковых коллекторах, расположенных в горизонте 7.5-12 м. В холодное лето обилие мидии у поверхности воды увеличивалось, а на глубине уменьшалось.

В полузакрытой б. Миноносок (ст. 1) на глубину максимальной численности в наибольшей степени воздействуют осадки, скорость и направление ветра в июне. Многолетние наблюдения показали, что глубина максимальной численности молоди мидии на гребешковых коллекторах, экспонированных в б. Миноносок, в 36% случаев располагается на глубине 7.5 м. В более открытой б. Клыкова (ст. 2) на глубину ее

максимальной численности особенно сильно воздействуют солнечная активность и температура на поверхности воды в июне, а на еще более открытой станции у м. Низменного (ст. 3) – скорость и направление ветра, а также высота приливов в июне. В зал. Владимира (ст. 16) на коллекторах, помещенных в горизонте 0-9 м было замечено снижение молодежи от поверхности до дна в 13 раз. Однако незначительное количество молодежи мидии позволяет экспонировать там гребешковые коллекторы даже у поверхности. Между вертикальным распределением молодежи приморского гребешка и тихоокеанской мидии в зал. Посыета в горизонте 0-26 м обнаружена слабая взаимосвязь ($R = 0.329$, $p < 0.05$), что облегчает поиск горизонта, оптимального для гребешковых коллекторов.

ЛИТЕРАТУРА

1. *Габаев Д.Д., Таупек Н.Ю., Колотухина Н.К.* Специфика условий существования промысловых беспозвоночных на искусственных субстратах в эвтрофированном Амурском заливе (Японское море) // *Экология*. 2005. Т. 36. № 4. С. 370-377.
2. *Касьянов В.Л., Медведева Л.А., Яковлев С.Н., Яковлев Ю.М.* Размножение иглокожих и двустворчатых моллюсков. – М.: Наука, 1980. 135 с.
3. *Касьянов В.Л., Крючкова Г.А., Куликова В.А., Медведева Л.А.* Личинки морских двустворчатых моллюсков и иглокожих. М.: Наука. 1983. 200 с.
4. *Габаев Д.Д.* Оседание личинок двустворчатых моллюсков и морских звезд на коллекторы в заливе Посыета // *Биология моря*. 1981. № 4. С. 59-65.
5. *Габаев Д.Д.* Биологическое обоснование новых методов культивирования некоторых промысловых двустворчатых моллюсков в Приморье // *Диссер. на соиск. уч. степ. канд. биол. наук*. Владивосток: ТИНРО. 1989. 129 с.

ЛИЧИНОЧНОЕ РАЗВИТИЕ *DIADEMASETOSUM* (LESKE, 1778) ИЗ ЗАЛИВА НЯ ЧАНГ (ЮЖНО-КИТАЙСКОЕ МОРЕ)

С.Ш. Даутов

Институт биологии моря им. А.В. Жирмунского ДВО РАН, Владивосток

daut49shakir@mail.ru

Планктотрофные личинки иглокожих будучи обитателями пелагиали за время эволюции приобрели широкий набор морфологических приспособлений (McEdward, Miner, 2001; Nakano et al., 2003). Строение личинок морских ежей из разных отрядов характеризуется высокой степенью разнообразия. Морские ежи семейства Diadematidae имеют очень специфическую личинку (Mortensen, 1921, 1937, Eckert, 1998, Rahman et al., 2014). Наш интерес к подобным личинкам возник потому, что в биоценозах Южно-Китайского моря морские ежи *Diadema setosum* и *D. savignyi* являются массовыми видами и, встречаясь смешанными поселениями, во многом определяют облик донных сообществ.

Яйца морских ежей *D. setosum* изолецитальные, желто-кремового цвета, относительно мелкие: примерно 85 мкм в диаметре. После оплодотворения появляется небольшое перивителлиновое пространство толщиной примерно 5 мкм. Первое деление дробления происходит через 30 минут после оплодотворения (п.о.), второе – на 70 мин. Третье деление происходит через 120 мин. Как и у большинства морских ежей, первых три деления равномерные и взаимно-перпендикулярные. Четвертое деление происходит через 180 мин п.о. Плоскость четвертого деления в анимальной половине эмбриона параллельна продольной оси эмбриона, в результате образуется 8 равных бластомеров. В вегетативной половине эмбриона плоскость деления перпендикулярна продольной оси эмбриона и в результате неравномерного деления образуются макро- и микромеры. Примерно через 6.5 часов п.о. эмбрион становится бластулой с весьма толстой и неравномерной стенкой тела и небольшим бластоцелем. На стадии бластулы эмбрионы покидают оболочку оплодотворения и становятся личинками. Бластулы непосредственно перед гастрულიей приобретают слегка вытянутую форму с утонченной передней и расширенной задней частями тела. Бластоцель плотно заполнен первичной мезенхимой. На стадии бластулы появляются первые пигментные клетки, которых в дальнейшем становится настолько много, что плутеусы приобретают темно-красный цвет.

Призма – важная стадия в развитии морских ежей. На этой стадии происходит несколько процессов: кончик архентерона загибается к вентральной стороне тела, образуется склеренхима и начинается формирование рудиментов личиночного скелета, затем скелетные спикулы сливаются, образуя корзинку, позднее образуются посторальные руки. На стадии призмы личинки начинают питаться.

Развитие плутеусов. Плутеус I образуется примерно через 2 дня п.о. Он имеет одну пару посторальных рук, но всего через несколько часов появляются антеролатеральные руки и личинка становится плутеусом II. Активно питаясь, плутеус растет, через 3 дня п.о. длина посторальных рук достигает 400 мкм, а на 8 день становится чуть более 900 мкм. В ходе последующего развития посторальные руки становятся длиннее, а преоральные руки – короче, почти полностью исчезая к концу личиночного периода. Тело личинки укорачивается и на самых поздних стадиях становится овальным. Максимальная длина посторальных рук достигала чуть менее 2 мм. Никаких дополнительных личиночных рук у плутеуса *D. setosum* не образуется.

На 38-40 день развития личинки оседали и, претерпев метаморфоз, становились ювенильными морскими ежами. Метаморфоз от оседания до формирования ювенильного морского ежа занимает около 90 мин. Перед метаморфозом появляются амбулакральные ножки, которыми личинка прикрепляется к субстрату. Во время метаморфоза происходит сползание эктодермы с личиночных рук и высвобождение спикул посторальных рук, после чего маленький морской еж начинает свое обитание в бентосе.

Оборонительное поведение поздних плутеусов. Поведение плутеусов *D. setosum* зависит от стадии. Молодые плутеусы – это весьма ригидные создания, которые сохраняют постоянный угол между посторальными руками, равный примерно 60°. Начиная с 8–10 дня развития, руки удлиняются, а угол между ними становится равен 50°. Позднее, на 10–12 день развития, в культуре обнаруживались личинки, руки которых были расположены под разными углами (от 50° до 110°). У более поздних личинок появляется способность шевелить длинными руками. Прикосновение к личиночным рукам тонкой иглой или струей воды из пипетки приводило к тому, что личинки медленно расставляли руки так, что угол между ними составлял 180°, также медленно сводили их и снова разводили. Личинки совершали несколько циклов таких движений, после чего как бы успокаивались.

Первая работа по развитию *Diadema setosum* была сделана Мортенсеном в 1921 году, он довел развитие до стадии плутеуса и описал его внешнюю морфологию и строение личиночного скелета. Длительность личиночного развития сделала изучение диадематид непростым делом. В 1998 году Эккерт описал личиночное развитие *Diadema*

antillarum. В его эксперименте развитие до оседания и метаморфоза занимало от 30–35 дней (Eckert, 1998). У других авторов развитие этого вида до метаморфоза длилось от 50 до 90 дней (Karlson, Levitan, 1990). Полный цикл личиночного развития *D. setosum*, обитающего в Малайзии, был описан в 2014 году Рахманом с соавторами (Rahman et al., 2014). В их экспериментах личиночное развитие занимало около 35 дней до метаморфоза. Сравнение наших результатов с данными Рахмана и соавторов приведено в таблице. Как видно из таблицы, размеры зигот практически одинаковы. Эмбриональное развитие в нашей культуре происходило быстрее, чем у наших коллег, но после выхода эмбрионов из оболочки оплодотворения личинки из Малайзии развивались быстрее, хотя наша культура содержалась при температуре 27°C, а в Малайзии – при 25°C. Причина различий, вероятнее всего, в питании (мы кормили личинок зелеными водорослями *Nanochloropsis oculata*, а Рахман с соавторами диатомовыми *Chaetoceros calcitrans*). Метаморфоз у них начался на 35 день, а у нас – на 43 день. Личиночное развитие наших культур происходило медленнее (метаморфоз на 43 день), но наши личинки были заметно крупнее. Ювенильные ежи имели примерно одинаковые размеры. Вероятно, такая разница в темпах развития связана с тем, что экспериментальные морские ежи были взяты из разных популяций, между которыми не происходит переноса генов. Предполагается продолжение таких сравнительных работ по личиночному развитию. В зал. НяЧанг обитает весьма близкородственный вид *Diadema savignyi*.

Как сказано выше, в развитии морских ежей выделяются два периода: эмбриональный и личиночный. Первый занимает всего несколько часов, второй длится почти 35 дней. Личиночный период также можно разделить на два этапа: первый этап – образование плутеуса (7-8 дней), второй – формирование компетентного плутеуса. Во время второго периода изменяется внешняя морфология личинок: меняется длина рук, причем, антеролатеральные руки резорбируются, а посторальные растут, изменяются относительные размеры тела личинки – оно становится ниже и шире. Самое заметное изменение связано с поведением – личинка приобретает способность активно шевелить посторальными руками. Для совершения этих движений у личинок должны появиться специализированные мышечные элементы и измениться морфология скелетных элементов.

Таким образом, у морских ежей сем. Diadematidae развитие личинок несколько сложнее, чем у других правильных ежей, поздние плутеусы развивают сложное поведение, что должно сопровождаться усложнением строения.

Сравнение личиночного развития морского ежа <i>Diadema setosum</i> из разных мест				
	Rahman et al, 2014 (Малайзия)		Наши результаты (Вьетнам)	
Стадия	Время	Размер, μm	Время	Размер, μm
Зигота	0	85,75 \pm 3,38	0	84 \pm 2,98
2-клетки	1ч 20	99,13 \pm 7,17	1 ч	
4-клетки	2.14 ч	103.47 \pm 1.76	1.15 ч	
8- клетки	2,44 ч	105,96 \pm 1,71	2,15 ч	
16- клетки	3,09 ч	107,6 \pm 1,52	3 ч	
Бластула	8h	111,47 \pm 1,88	6,5 ч	113,58 \pm 1,73
Гастрюла	16,36 ч	117,58 \pm 1,79	13 ч	
Призма	22,53 ч	122,64 \pm 2,62	23 ч	106,28 \pm 2,0
2-рукийплутеус	34,35 ч	207,07 \pm 10,48	46 ч	
4-рукийплутеус	48,3 ч	242,88 \pm 12,25	56 ч	406,23 \pm 32,7
Компетентная личинка	35 д	752,26 \pm 13,65	43 д	1931,52 \pm 97,6
Молодь	1 день п.о.	470 \pm 10	1 день п.о.	500

ЛИТЕРАТУРА

Karlson, R. H., D. R. Levitan. Recruitment-limitation in open populations of *Diadema antillarum*: an evaluation // *Oecologia*. 1990. 82: 40–44.

McEdward, L., Miner, B.G. Larval and life-cycle patterns in echinoderms // *Can. J. Zool.* 2001. 79: 1125-1170.

Mortensen, T. Studies on the development and larval forms of echinoderms. G.E.C. Gad, Copenhagen. 1921. 261 p.

Nakano, H., Hibino, T., Oji, T., Hara, Y., Amemiya, S. Larval stages of a living sea lily (stalked crinoid echinoderm) // *Nature*. 2003. 421, 9: 158-160.

Rahman M.A., Yusoff F.M., Arshad A. First Successful Documentation on the Embryonic, Larval and Juvenile Development of the Tropical Sea Urchin, *Diadema setosum* (Leske, 1778) // In: International Conference on Aquaculture, Food and Environmental Engineering (ICAFEE`2014) Jan, 15-16, 2014 Kuala Lumpur (Malaysia).

«ЛИТОФАГИЯ» КЛИПЕАСТЕРОИДЕЙ РОДА *SCAPHECHINUS*

Ю.Н. Елькин

Тихоокеанский институт биоорганической химии им. Г.Б. Елякова ДВО РАН, Владивосток

yurielkin@list.ru

Среди клипеастероидей, многовидового подотряда морских ежей, обитающих в незаиленных мелкозернистых донных морских осадках, молодь семейства Scutellidae выделяется уникальной для живых систем физиологической особенностью – способностью выбирать из окружающего песчаного субстрата тяжелые минеральные частицы, накапливать и до некоторой стадии развития удерживать их в дивертикуле. Таким образом в и без того массивном амбигусе клипеастероидей появляется «грузовой пояс». Это позволяет животному поддерживать устойчивое позиционирование в верхнем подвижном слое донного песка. Повзрослев и выйдя на поверхность морского дна, плоские морские ежи сбрасывают балласт «грузового пояса»

Однако среди скутеллид есть обитающий только в Японском море род *Scaphechinus*, который, достигнув явно взрослого состояния: *S. mirabilis* – 60 мм, а *S. griseus* – 35 мм, сохраняет депозит минеральных частиц в дивертикуле. В ходе исследования минеральной палитры песчаных частиц дивертикула поразительной находкой оказалось то, что *S. mirabilis* выбирает для депозита исключительно цирконы и ильмениты, содержание которых в песчаном субстрате его среды обитания на четыре порядка меньше, чем кварца и полевого шпата – основных минералов донного песка. Поскольку поиск и депозит песчинок молодь осуществляет в толще осадков, где волнение не очень заметно, то столь поразительный выбор животным этих двух, пусть и самых тяжелых, минералов вызывает сомнение, что создание «грузового пояса» – единственная цель такого накопления.

Судя по минеральному обзору фекалий, *S. mirabilis*, как и все клипеастероидеи, потребляет и другие, более распространенные минералы в дополнение к основному источнику питания – диатомовым водорослям. Минеральная фракция фекалий обнажила интересный факт. Клипеастероидеи питаются частицами определенного размера, веса и вкуса. Однако минеральная составляющая их фекалий содержит (до 0.4 доли по объему) очень тонкую суспендированную фракцию. Тогда как в донном субстрате эта доля составляет одну тысячную часть и представляет собой глинистые продукты выветривания горных пород. Вследствие окисления органической составляющей перекисью водорода значительная часть тонкой фракции фекалий приходится на аморфный кремнезем фруструл. Визуализация и энергодисперсионный анализ тонкой фракции фекалий наряду с деградированными частицами минералов обнаружили продукты их выщелачивания – конкреции со значительным содержанием серебра, железа и титана. Этот факт позволяет предположить, что кишечный микробиом через энтеральную нервную систему, связанную блуждающим нервом с нервной системой наружного органа (мириады микроигл и

подий), «назначает меню» организму-хозяину – плоскому морскому ежу *Scaphechinusmirabilis*. Представляется, что эндемичность вида и его экстравагантность в выборе минерального меню обусловлена уникальным обстоятельством – экспозицией гранодиорит-тонзилитных пород Гамовского массива Северо-Китайского кратона морской прибойно-волной мельницей, обеспечивающей диатомовым микроводорослям обилие свежего минерального нутриента.

КОЛИФАГИ Т4-ТИПА ИЗ МОРСКИХ И ПРЕСНЫХ ВОД Г.ВЛАДИВОСТОКА

А.А.Зимин^{1,2}, Н. Ашина¹, Л.Ф. Нигматуллина¹, Н.Э.Скобликов³, Н.Е. Сузина¹, А.Л
Дроздов^{4,5}

¹Институт биохимии и физиологии микроорганизмов им. Г.К.Скрябина РАН, Пущино
zimin@ibpm.pushchino.ru

²Пущинский Государственный Естественно-Научный Институт, Пущино

³Северо-Кавказский научно-исследовательский институт животноводства, Краснодар

⁴Институт биологии моря им. А.В. Жирмунского ДВО РАН, Владивосток
anatoliyld@mail.ru

⁵Дальневосточный федеральный университет, Владивосток

Введение.

Бактериофаги – существенная составляющая биосферы. Эти многочисленные, повсеместно распространенные и инертные частицы становятся биологически активными только тогда, когда они заражают подходящего хозяина среди бактерий, бесчисленных в окружающей среде. Фаги являются наиболее распространенной сущностью биосферы: было подсчитано, что количество фагов превышает число бактерий на коэффициент 5:25 (1, 2).

Вирусы, вероятно, ключевые игроки в микробном метаболизме моря, так как они влияют на микробные популяции через лизис бактериальных клеток, путем перепрограммирования хозяйского метаболизма и через горизонтальный перенос генов. С другой стороны, большое число вирусных частиц вносят в море воды рек, содержащих отходы человеческой деятельности. Бактериофаги кишечных бактерий могут с одной стороны являться трассерами фекальных загрязнений морской воды, с другой – вносить в морское сообщество большое количество чужеродной ДНК, защищенной белковой оболочкой. Эта чужеродная ДНК может послужить источников новых для морской среды генов, в том числе и генов гомологов генам фагов бактерий, обитающих как в морской воде, так и в полостях морских многоклеточных организмов.

С помощью просвечивающей электронной микроскопии было подтверждено, что подавляющее большинство морских вирусов обладают хвостом (4, 5). Было подсчитано, что в биосфере находится не менее 10^{30} хвостатых фагов (6). Среди хвостатых фагов доминируют представители семейства Myoviridae, то есть фаги с сокращающимся чехлом

отростка. Количественные микроскопические исследования с помощью трансмиссионной электронной микроскопии показали, что миовирусы – это основной компонент морских фаговых сообществ Северного моря и Северной Атлантики (7). Последовательности нуклеотидов миовирусов составляют 11–23% от всех последовательностей, полученных с помощью метагеномного анализа некультивируемых вирусных образцов Тихого океана (3).

Постановка задачи.

Бактериофаг T4 является архетипом семейства Myoviridae, что было показано с помощью филогенетического анализа белков головки и хвоста. Бактериофаги сходные по строению с ним при этом принадлежат к монофилетической группе бактериофагов T4-типа (8, 9). Эти фаги могут быть классифицированы в подгруппах как T-четные и псевдо-T-четные, шизо-T-четные, и экзо-T-четные на основе этой филогении. Наиболее удаленная группа этих фагов T4-типа – это экзо-T-четные морские цианофаги (10), которые имеют только относительное морфологическое сходство с T-четными. Последовательности геномов цианофагов сильно отличаются от геномов T-четных фагов (11). Однако, несмотря на недавнее существенное продвижение в этой области, наши знания о естественном разнообразии и экологии миовирусов T4 типа явно недостаточны.

При исследовании проб воды из природных источников в зоне антропогенного или животного воздействия, в большинстве случаев удастся обнаружить бактериофаги, близкородственные фагу T4, который инфицирует *Escherichia coli*.

Мы поставили задачи:

- 1) охарактеризовать распространение T4-фагов в эстуариях рек г. Владивостока.
- 2) выделить фаги для фундаментальных генетических и прикладных (терапевтических) исследований из этих водных экосистем.

Результаты.

Мы исследовали содержание T4-подобных бактериофагов в морских и сточных водах г. Владивостока. Пробы загрязненных вод отбирали из небольших рек внутри города (Первая Речка, Вторая Речка), которые используются для стока бытовых отходов, а также из мест их впадения в море (в районе Мыса Кунгасный и рядом с местом впадения Второй Речки в море). Пробы были отобраны и исследованы в 2009 и 2010 годах.

1. Из прибрежных вод заливов г. Владивостока и проб сточных вод выделены 150 бактериофагов. Эти бактериофаги могут быть использованы для генетических исследований и отбора фагов для включения в терапевтические препараты.

2. С помощью ПЦР с использованием праймеров к генам 23 и 32 бактериофагов T4-типа показано, что разнообразие бактериофагов, выделенных из небольших рек и из мест

их впадения в море различается; в пробах с морской водой обнаружено выраженное преобладание бактериофагов Т4-типа по отношению к другим изолированным фагам.

3. Показано, что в сточных водах г. Владивостока бактериофаги Т4-типа составляют от 30 до 70%.

4. С помощью секвенирования фрагмента гена 23 и филогенетического анализа частичной последовательности белка 23 показано, что большинство бактериофагов Т4 типа, выделенных из проб вод г. Владивостока в основном относятся к двум филогенетическим группам (родам): группе собственно Т4 и группе фага RB49. Подобное содержание фагов нами обнаружено также в кишечнике свиней в ОТП «Рассвет» г. Краснодар. Возможно эти две группы фагов сейчас преобладающие в РФ.

Обсуждение результатов и заключение.

Проведенное исследование показало, что Т4-фаги хорошо сохраняются в морских водах и могут быть использованы как трассеры фекальных загрязнений в морской воде. Если учитывать возможность накопления фекальных бактерий в теле у фильтрующих морских животных (12) можно предполагать развитие Т4-фагов и в такой экологической нише.

ЛИТЕРАТУРА

1. *Balter, M.* (2000) *Science* 289, 1866–1867.
2. *Fuhrman, J. A.* (1999) *Nature* 399, 541–548.
3. *Breitbart, M., Salamon, P., Andresen, B., Mahaffy, J. M., Segall, A. M., Mead, D., Azam, F. & Rohwer, F.* (2002) *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 99, 14250–14255.
4. *Wommack, K. E. & Colwell, R. R.* (2000) *Microbiol. Mol. Biol. Rev.* 64, 69–114.
5. *Borsheim, K. Y.* (1993) *FEMS Microbiol. Ecol.* 102, 141–159.
6. *Brussow, H. & Hendrix, R. W.* (2002) *Cell* 108, 13–16.
7. *Tetart, F., Desplats, C., Kutateladze, M., Monod, C., Ackermann, H. W. & Krisch, H. M.* (2001) *J. Bacteriol.* 183, 358–366.
8. *Desplats, C. & Krisch, H. M.* (2003) *Res. Microbiol.* 154, 259–267.
9. *Hambly, E., Tetart, F., Desplats, C., Wilson, W. H., Krisch, H. M. & Mann, N. H.* (2001) *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 98, 11411–11416.
10. *Mann, N. H., Clokie, M. R., Millard, A., Cook, A., Wilson, W. H., Wheatley, P. J., Letarov, A. & Krisch, H. M.* (2005) *J. Bacteriol.* 187, 3188–3200.
11. *Sullivan, M. B., Coleman, M. L., Weigele, P., Rohwer, F. & Chisholm, S. W.* (2005) *PLoS Biol.* 3, e144.
12. *Marinho C, Silva N, Pombo S, Santos T, Monteiro R, Gonçalves A, Micael J, Rodrigues P, Costa AC, Igrejas G, Poeta P.* (2013) *Mar Pollut Bull.* 69(1-2):122-7.

РЕПРОДУКТИВНАЯ СТРАТЕГИЯ И ЭВОЛЮЦИЯ РАЗВИТИЯ

В.В. Исаева^{1,2}

¹Институт биологии моря ДВО РАН им. А.В. Жирмунского, Владивосток;

²Институт проблем экологии и эволюции РАН им. А.Н. Северцова, Москва

vv_isaeva@mail.ru

Концепция репродуктивной стратегии возникла при разработке экологической биогеографии (MacArthur, Wilson, 1967). Эта концепция учитывает два альтернативных типа естественного отбора – направленного на повышение скорости роста популяции при ее относительно малой плотности либо же конкурентоспособности и выживаемости особей при предельной плотности популяции. Были выделены два крайних типа репродуктивной стратегии, обозначенные в соответствии с константами логистического уравнения роста популяции как r- и K-стратегия (MacArthur, Wilson, 1967). Репродуктивная стратегия в интерпретации В.Л. Касьянова вышла за рамки биогеографии и динамики популяций, о чем свидетельствует и иное наименование двух типов стратегии применительно к морским беспозвоночным – планктотрофная и лецитотрофная. Репродуктивная стратегия понимается как комплекс адаптивных признаков и черт биологии размножения и развития, который затрагивает все уровни организации от молекулярного и субклеточного до видового и биоценотического (Касьянов, 1989; Kasyanov, 2001). Материнский вклад в потомство, обеспечиваемый увеличением запаса желтка в яйцеклетках и живорождением с вынашиванием потомства, существенно увеличивает его выживаемость. Переход от развития с планктотрофной личинкой к лецитотрофии, эмбрионизации и вынашиванию у морских беспозвоночных связан с гетерохрониями, гетеротопиями и аллометрическим ростом (Kasyanov, 2001).

Это уже область эволюционной биологии развития. Гетерохрония – классический механизм эволюционных изменений последовательности процессов развития, их скорости и сроков проявления анцестральных признаков. Наиболее часто рассматриваемый тип гетерохронии – педоморфоз, представленный неотенией и прогенезом (DeBeer, 1958; Gould, 1977; Raff, Sly, 2000; McNamara, 2002). МакНамара (McNamara, 1986, 2002) дополнительно ввел представление о пераморфозе как возрастании скорости изменения или их периода до такой степени, что взрослая форма потомка морфологически выходит «за пределы» анцестрального состояния. Анализ эволюционных траекторий развития в контексте концепции репродуктивной стратегии (Kasyanov, 2001) позволяет выявить направленность преобразований в разных таксономических группах животных как различие их эволюционной стратегии. Рассматриваются эволюционные приобретения и потери, весьма контрастно выраженные у представителей Deuterostomia и Ecdysozoa (Исаева, 2014).

Роль Нох-генов в макроэволюционных преобразованиях

Макроэволюционные приобретения и потери Bilateria в значительной мере обусловлены контролем их пространственно-временной организации гомеобокс-содержащими генами, прежде всего генами Нох-кластеров, и другими генами, регулирующими гетеротопии и гетерохронии (Akam, 1998; Gould, 2002; Minelli, 2003; Кулакова и др., 2014). Сопоставление организации Нох-кластеров и паттерна экспрессии Нох-генов с морфологией развивающегося организма дает возможность проследить возникновение макроэволюционных изменений морфогенеза и плана строения у Deuterostomia (David, Mooi, 2014). В эволюционных линиях хордовых и позвоночных выявлена удивительная консервативность генома с наследованием большинства предковых генов, сохранением целостности *Нох*-кластеров и консерватизма их функций (Duboule, 2007; Putnam et al., 2008; David, Mooi, 2014). Эволюционный успех позвоночных в существенной мере обеспечен умножением числа Нох-кластеров в результате двух (у костистых рыб – трех) раундов дубликации всего генома и совершенствованием системы генетического контроля (Gould, 2002; Minelli, 2003; Davidson, 2006). Эволюционное восхождение в линии хордовых-позвоночных контрастирует с морфофункциональными преобразованиями по типу идиоадаптаций, ведущими в эволюционные тупики, что ярко выражено в пределах Deuterostomia у иглокожих, а среди Chordata – у оболочников (Urochordata). У представителей типа Echinodermata эволюционный переход от билатеральной к пентарадиальной симметрии оказался сопряженным с дезорганизацией анцестрального Нох-кластера вторичноротых – транслокацией и инверсией передних Нох-генов (Нох1-Нох4) и с нарушением пространственной коллинеарности генной экспрессии (David, Mooi, 2014). У исследованных представителей оболочников найдены радикальные изменения системы Нох-генов с утратой анцестральной организации кластера Нох-генов и их функций (Minelli, 2003; Корчагина и др., 2010; David, Mooi, 2014). Так, у асцидии *Ciona intestinalis* кластер расщеплен, неполон и частично дезорганизован (Ikuta et al., 2004; Caputi et al., 2008; Ikuta, 2011); у аппендикулярии *Oikopleuradioica* 9 Нох-генов «атомизированного» Нох-кластера рассеяны по всему геному (Seo et al., 2004). Существенно модифицированная морфология взрослых животных отражает нарушение организации Нох-кластера (David, Mooi, 2014). Хордовые предки позвоночных избежали избыточной специализации и потерь генных регуляторных систем, расширив свой эволюционный потенциал, тогда как радикальные перестройки Нох-кластеров у оболочников вели в эволюционные тупики.

У исследованных представителей Ecdysozoa (включая такие модельные объекты, как *Caenorhabditis elegans* и *Drosophila melanogaster*) в той или иной мере утрачена анцестральная организация кластера Нох-генов и их функций (Minelli, 2003; Кулакова и др., 2014). По сравнению с хордовыми (Putnam et al., 2007) и книдариями (Technau et al., 2015) *C. elegans* и *D. melanogaster* потеряли много предковых генов и не сохранили исходного порядка расположения генных последовательностей в хромосомах. Поразительный пример утраты функции одного из *Нох*-генов, *Abdominal-Ac* сопутствующей утратой абдоминального отдела тела обнаружен у усоногих ракообразных, Cirripedia (Deutsch, Mouchel-Vielh, 2003). Потеря множества анцестральных генов в эволюции Ecdysozoa коррелировала с идиоадаптациями.

Выявлена также корреляция и каузальная связь преобразований численности и структуры микроРНК как посттранскрипционной надстройки генных регуляторных систем с крупными эволюционными инновациями и морфологической сложностью организма Metazoa (Berezikov et al., 2006; Wheeler et al., 2009; Hertel, Stadler, 2015).

Гетерохронии и клеточные ресурсы роста и развития

Увеличение клеточных ресурсов роста и развития, обеспечивая увеличение размера организма, разнообразие и пластичность морфогенезов, играло ключевую роль в эволюции большинства Metazoa, особенно вторичноротых–хордовых–позвоночных. Сохранение недифференцированного состояния и митотической активности стволовых клеток у зародышей, личинок и взрослых животных (со сдвигом цитодифференциации на более поздние стадии онтогенеза) – проявление локальной гетерохронии; различная локализация тех или иных популяций стволовых клеток в онтогенезе животных разных таксонов – проявление гетеротопий. Возникновение какой-либо новой популяции недифференцированных и пролиферирующих стволовых клеток, подобных в этом отношении эмбриональным клеткам, можно рассматривать как гетерохронию в виде локального эмбриоморфоза (Исаева и др., 2013).

Существенное различие клеточных ресурсов роста и развития Protostomia (Lophotrochozoa и Ecdysozoa) и Deuterostomia наблюдается уже в конце дробления зиготы. Число эмбриональных клеток у вторичноротых животных при переходе к гастрюляции приблизительно на порядок больше, чем у первичноротых (Иванов, 1937). Сравнение числа делений дробления и числа клеток зародыша к началу гастрюляции в пределах Chordata показало, что гастрюляция аппендикулярии *Oikopleura* и асцидии *Styela* начинается раньше, чем у ланцетника; у миноги *Petromyzon* и амфибии *Triturus* число клеток зародыша к началу гастрюляции многократно возрастает по сравнению с представителями оболочников и ланцетником (Berrill, 1955; Ruppert, 1997). Таким образом, среди хордовых у позвоночных наблюдается более позднее начало гастрюляции, т.е. неотения (Ruppert, 1997).

Среди ароморфных эволюционных приобретений хордовых важнейшим оказалось возникновение центральной нервной системы из полый нервной трубки. Неотенические и пераморфные признаки позвоночных включают аллометрическое увеличение объема мозга. Нейруляция позвоночных с появлением нейральной пластинки как четвертого зародышевого листка (нейродермы) – ароморфная эволюционная инновация, обеспечившая возникновение огромного клеточного ресурса нейрогенеза, возможность отбора на клеточном уровне и быструю эволюцию мозга (Исаева, 2015). Преобладание относительной массы нейрогенного клеточного материала на стадии нейрулы позвоночных поразительно: при простом визуальном сравнении нейрогенной массы клеток с размерами сомитов (см. Shiota, 2008; Гилберт, 2010) очевидны гетерохрония, ускоренный аллометрический рост и пераморфоз нервных валиков и нервной трубки. Возникновение огромного нейрогенного клеточного субстрата у позвоночных привело к образованию неокортекса млекопитающих, развитию памяти и мышления (Савельев, 2005, 2010), появлению внегеномных систем передачи информации.

Альтернативная эволюционная направленность проявилась у организмов с детерминированным развитием и малоклеточностью. Урезание соматического развития в случае прогенеза – реакция на условия среды, когда выгодно быстрое размножение и малые размеры особей (Рэфф, Кофмен, 1986). Аппендикулярии, обладающие высокой скоростью развития и отсутствием метаморфоза, вероятно, возникли из личинки предковых форм путем отбрасывания взрослой стадии, т.е. путем прогенеза (Ruppert, 1997). Предполагается, что в эволюции Ecdysozoa, а также оболочников среди Chordata доминировал прогенез, коррелирующий с быстрым половым созреванием, малыми размерами организма, коротким жизненным циклом, высокой плодовитостью, что обеспечивает быстрый рост популяции, но ведет в эволюционный тупик. Особенности морфофункциональной организации, развития и репродуктивной стратегии позвоночных, с одной стороны, и нематод, а также оболочников, с другой стороны, дают ясно выраженные, предельные примеры альтернативных эволюционных тенденций с преобладанием соответственно неотении либо прогенеза.

Эволюционная стратегия: восхождения и тупики

У Ecdysozoa присутствие жесткого поверхностного экзоскелета эволюционно сопряжено с утратой функционирующих, подвижных ресничек поверхности тела; представители этого клада лишены первичных, ресничных личинок, у нематод и многих представителей членистоногих отсутствуют жгутики сперматозоидов. Как известно, членистоногие и нематоды – эволюционно очень успешные таксоны, однако жесткий экзоскелет оказался ограничителем способности к крупным ароморфным преобразованием Ecdysozoa, определив предельный размер животных и их головного мозга. Нервная система насекомых и других беспозвоночных очень компактна (Савельев, 2005). Таким образом, появление наружной кутикулы с утратой ресничек служит примером специализации, обеспечившей успешное выживание и репродуктивный успех представителей клада Ecdysozoa – при потере многих дальнейших эволюционных перспектив. Необратимые преобразования существенно изменили и свели эволюционные траектории представителей Ecdysozoa преимущественно к идиоадаптациям.

На фоне цефализации с развитием систем рецепции и анализа сигналов внешней среды как общего ароморфного эволюционного тренда Bilateria выделяется утрата головы как идиоадаптация некоторых специализированных групп животных. Так, например, раковина двустворчатых моллюсков, обеспечившая надежную защиту и выживание, оказалась эволюционным ограничителем: эти моллюски обладают системой нервных ганглиев, но лишены головы. Асцидии во взрослом состоянии утратили спинной мозг, от головы остался лишь редуцированный ганглий. Иглокожие, большинство которых неплохо защищено наружным скелетом, совсем потеряли голову. Колониальные корнеголовые ракообразные, паразитирующие внутри родственных организмов десятиногих ракообразных, утратили даже единственный головной ганглий.

Эволюционная «инженерия» далека от совершенства и подобна работе кустаря-ремесленника, использующего подручные материалы для разных целей (Jacob, 1977). Эволюция

работает с уже существующим материалом, преобразуя его и приспособлявая к новым функциям. В качестве примеров «кустарной работы» эволюции приведены перестройки Нох-кластеров (David, Mooi, 2014), инвертированность сетчатки позвоночных (Докинз, 2013), «неразумный дизайн» головного мозга человека (Jacob, 1977, Williams, 1992; Gould, 2002). Мозг человека, эволюционно сформировавшийся как наложение старых и новых структур, Ф. Жакоб (Jacob, 1977) сравнил с запряженной лошадью каретой, к которой пристроен реактивный двигатель.

Итак, потеря способности эволюционировать (evolvability – Gould, 2002; Kirschner, Gerhart, 2005) ведет в эволюционные тупики, эволюционные ловушки (Williams, 1992) и даже эволюционные «черные дыры» (Harvey, Partridge, 1987). По словам Слободкина (Slobodkin, 1964, p. 351), “If evolution can be regarded as a game, it is a game that can be created by Kafka or Sartre”. Но эволюция создала и такие крупнейшие ароморфные инновации, как цефализация Bilateria и мозг высших позвоночных.

БИОИНДИКАЦИЯ РАДИОАКТИВНОГО ЗАГРЯЗНЕНИЯ МОРСКОЙ СРЕДЫ С ПОМОЩЬЮ ЦИТОЛОГИЧЕСКОГО ИССЛЕДОВАНИЯ ЩЕТИНКОЧЕЛЮСТНЫХ

А.П. Касаткина¹, М.В. Столярова²

¹Тихоокеанский океанологический институт им. В.И. Ильичёва ДВО РАН, Владивосток
apkas@mail.ru

²Санкт-Петербургский государственный педиатрический медицинский университет,
Санкт-Петербург
mvstolyarova@yandex.ru

Биоиндикация с помощью Щетинкочелюстных (Щ) основана на уникальном строении этих животных и особенностях их тканевых реакций. Уникальность Щ – в сочетании примитивной общей организации с высоко дифференцированными и своеобразными тканями.

Примитивные черты строения: отсутствуют не только отдельные органы (постоянные яйцеводы, семяпроводы), но и системы органов (выделительная и дыхательная), а выявленная недавно гемальная (кровеносная) система крайне примитивна (Shinn, 1997; Малахов, Березинская, 2001).

Своеобразные черты строения Щ: мышечная ткань имеет особенности, отмеченные только для этой группы (Басурманова, Касаткина, 1985); наличие эластоидина в плавниковых лучах Щ (как у круглоротых и рыб) – единственный случай среди беспозвоночных животных (Reisinger, 1968); исследование фосфолипидного состава выявило три соединения, характерных только для Щ (Костецкий, 1985); обнаруженные вокруг рта клетки выделяют яд, сходный по своему составу с ядом гремучих змей (Thuesen, Kogure, 1989); морфология спермиев Щ также достаточно уникальна (Дроздов, Иванков, 2000); сложно устроенные глаза имеют обзор 360°; мерцательная петля (coronaciliata) – своеобразный орган, функционально сходный с боковой линией у рыб (Ghirardelli, 1968). Однослойный покровный эпителий имеется на отдельных участках. Все остальное тело животных покрыто многослойным эпителием. Очевидно, что у Щ наблюдается первое появление многослойного эпителия в эволюции. Этот эпителий и особые мостичные контакты (Столярова, Касаткина, 1988, 2001, 2010) в связи с их уникальностью (это 6-й тип межклеточных контактов в биоте) сразу ставят эту группу в обособленное положение по отношению к остальным типам животных.

В связи с уникальными особенностями этих животных представляет значительный интерес их тканевая организация. Актуальность исследования клеток и тканей, общей морфологии Щ несомненна, т.к. различные ткани Щ по-разному реагируют на антропогенные воздействия и естественные флуктуации. Изучение морфологии здоровых и аномальных животных необходимо для определения характерных изменений при определенном воздействии и разработки метода контроля экологического состояния морской акватории.

С этой целью проведено гистологическое исследование строения двух видов Щ: широко распространенного эпипланктонного вида *Aidanosagitta macilenta* (сем. Sagittidae) и глубоководных Щ из моря Лаптевых – *Protoheterokrohnia* (сем. Tokiokaispadellidae), обладающих поперечной мускулатурой. Изучена ультраструктура кожного, кишечного эпителиев и элементов мышечного слоя у *A. macilenta*. Исследованы на гистологическом уровне ткани аномальных Щ, подвергшихся радиационному воздействию (животные были получены из эпицентра радиоактивного загрязнения в бухте Чажма).

Сравнение эпителия *A. macilenta* с многослойным эпителием позвоночных показывает целый ряд его особенностей. Этот эпителий не имеет рогового слоя, клетки содержат ядро и небольшое количество органелл, цитоплазму заполняют расположенные слоями филаменты диаметром 8 нм (Столярова, Касаткина, 1988, 2001). Клетки по всей своей поверхности связаны особыми «мостичными», или фибриллярными, контактами. Толстые (30 нм) фибриллы пересекают межмембранное пространство, смыкаясь в области цитоплазматической мембраны с филаментами цитоплазмы. Так создается единый фибриллярный каркас, который, по-видимому, обеспечивает упругость и растяжимость эпителия при резких скачкообразных движениях животных. Между эпителиальными клетками в области чувствительных участков обнаружены промежуточные и септированные контакты.

Эпителий средней кишки и ее дивертикулов состоит из крупных, лишенных микроворсинок мерцательных клеток, обеспечивающих секрецию и поглощение веществ. У некоторых видов имеются зернистые железистые клетки. На ультраструктурном уровне в апикальной части цитоплазмы обнаруживается большое количество эндоцитозных пузырьков, что свидетельствует о существовании механизма поглощения веществ путем эндоцитоза. (Столярова, Касаткина, 1990).

Соматическая мускулатура *A. macilenta* представлена четырьмя продольными тяжами – двумя дорсальными и двумя вентральными, между ними располагаются латеральные поля. Электронно-микроскопическое исследование показывает, что тяжи образованы плотно сомкнутыми клетками, расположенными своими основаниями на базальной мембране. Клетки имеют сложную изогнутую форму и взаимно переплетаются, образуя картину елочки. Ядро

такой клетки находится на расстоянии от базальной мембраны на границе с целомической полостью, базальная часть цитоплазмы заполнена плотно уложенными миофибриллами. Между миофибриллами располагаются крупные митохондрии с трубчатыми кристами и элементами гладкого эндоплазматического ретикулума. Наличие базальной мембраны, полярность клеток и их расположение пластом показывают, что эти клетки представляют собой эпителий, однако являются эпителиально-мышечными. В области латеральных полей в центре располагаются клетки, лишенные миофибрилл и содержащие отдельные реснички и небольшое количество гранул у апикальной поверхности, по-видимому, секреторных.

Особый интерес представляет строение плавников, изученных с помощью светового микроскопа у представителя рода *Protoheterokrohnia*. Основу плавника составляет волокнистое межклеточное вещество, содержащее аморфный матрикс, которое покрыто слоем эпителиальных клеток, расположенных на базальной мембране. М. Дюве и С. Сала (Duvert, Salat, 1990) описали ультратонкое строение плавника, покрывающих его клеток и расположенных внутри клеток так называемых плавниковых лучей. Однако вид и расположение лучей на гистологическом уровне не были рассмотрены. В настоящем исследовании на примере *Protoheterokrohnia* показано, что каждый «луч» представляет собой крупное внутриклеточное включение и окрашивается ярко оксифильно, что указывает на его белковый состав. Эти результаты согласуются с данными (Reisinger, 1968) о наличии эластоидина в плавниковых лучах. «Лучи» окружены цитоплазмой клетки, где находится и ядро. На срезах встречались как поперечные, так и косые срезы лучей, что, по-видимому, зависело от их расположения в плавнике. Очевидно, лучи являются структурой, которая поддерживает пластинку плавников.

У Щ, подвергавшихся антропогенному радиационному воздействию, были обнаружены изменения в кожном и кишечном эпителиях. Эти изменения выявляются при внешнем осмотре и заключаются в повреждении кишки и поверхностных клеток кожного эпителия. Гистологические срезы показывают, что происходит отрыв клеток кожного эпителия от поверхности пласта. По-видимому, в результате радиационного воздействия разрушаются мостичные контакты, связывающие клетки. Кишка претерпевает значительные повреждения, клетки кишечного эпителия уменьшаются в объеме, подвергаются сжатию и уплотнению. Также наблюдается отслоение мышечного слоя от базальной мембраны кожного эпителия, в результате чего иногда происходит отделение вместе с эпителием массивного брюшного нервного ганглия.

Характерные изменения наблюдаются в плавниках: край плавника выглядит изрезанным (имеет вид «петушиного гребня»), так как происходит частичное разрушение пластинки плавника, иногда плавниковая пластинка разрушается полностью. Можно

заключить, что цитоплазма эпителиальных клеток, покрывающих плавниковую пластинку, и, возможно, другие компоненты плавниковой пластинки легко разрушаются, а наиболее прочные структуры – лучи остаются неповреждёнными: в результате создаётся картина «петушиного гребня», которая является признаком радиоактивного загрязнения морской среды. Химический состав лучей (наличие эластоидина) обеспечивает их прочность. Именно это их качество позволяет не разрушаться при радиационном воздействии.

Выявленные изменения обнаруживаются только при данном воздействии и не наблюдаются при других повреждающих воздействиях, следовательно, могут служить для биоиндикации радиоактивного загрязнения морских акваторий.

Многие планктонные организмы при радиационном воздействии не имеют внешних повреждений: они не отмечены у фитопланктона и защищённых хитиновым панцирем планктонных животных (Kassatkina et al., 1993). Поражённые радиацией, другие планктонные животные (например, оболочники) не способны существовать в планктоне: они погибают и разрушаются. В отличие от них Щ обладают высокой жизнеспособностью и не погибают после повреждающего воздействия, а продолжают свое существование, включая питание и размножение, представляя собой удобный объект для биоиндикации. Возможно, высокий уровень жизнеобеспечения достигается благодаря простоте строения Щ и способности к поглощению растворенной органики (Sorokin, Wyskwarzev, 1973).

Таким образом, Щ представляют собой уникальный объект, который благодаря наличию характерных тканевых реакций при определенных воздействиях и высокой жизнеспособности может быть успешно использован для экологического мониторинга морских акваторий. Это подтверждается патентом на изобретение (Столярова, Касаткина, 2012).

Заключение

Гистологическая картина выявила более ярко те повреждения, которые были описаны при визуальном наблюдении под биноклем (Касаткина, Столярова, 2010). Получены новые сведения о деталях происходящих изменений, их особенностях на тканевом уровне; объяснено, почему лучи не разрушаются при воздействии радиации. Из имеющихся наблюдений можно заключить, что проникающая радиация воздействует на тканевые системы морских стрелок, вызывая в них характерные повреждения. Гистологический анализ этих аномальных животных выявил несколько особенностей, которые характерны только для особей, подвергшихся радиоактивному воздействию. Основные направления изменений – ослабление связей между клетками (отделение клеток кожного эпителия от общего пласта) и между соседними тканями (обособление мышечного слоя от кожного эпителия). Между тем, несмотря на глубокие изменения и нарушения строения морские стрелки сохраняют жизнеспособность, продолжают свой

жизненный цикл и сохраняют все функции, включая питание и размножение. В тех случаях, когда под действием радиации разрушен кишечный эпителий, стрелки также продолжают свою жизнедеятельность. Это является свидетельством высокой способности Щ к адаптации, позволяющей существовать в различных неблагоприятных условиях. Для морских стрелок характерно сочетание архаичности, примитивной организации в строении и высокой специализации тканей. Такая особенность в тканевом строении и общей организации делает морских стрелок удобным объектом для возможного использования в качестве биоиндикатора на различные воздействия как антропогенного характера, так и естественных флуктуаций в морской среде. Гистологические и цитологические исследования Щ могут быть использованы как самостоятельный или дополнительный метод биоиндикации, а также они позволяют объяснить картину, наблюдаемую при визуальном обследовании.

ЛИТЕРАТУРА

Басурманова О.К., Касаткина А.П. Ультраструктура мышцы *Aidanosagitta scarlatoi* (Chaetognatha, Sagittidae)// Цитология. 1985. Т. 27. № 8. С. 872-876.

Дроздов А.Л., Иванков В.Н. Морфология гамет животных. М. Издат. «Круглый год» 2000. 460 с.

Касаткина А.П., Столярова М.В. Морфология, систематика, экология щетинкочелюстных Японского моря и сопредельных акваторий. Владивосток. Дальнаука. 2010. 200 с. 227 библ.

Костецкий Э.Я. Фосфолипидный состав Chaetognatha, как индикатор эволюционного уровня// Биол. моря. 1985. № 2. С. 77-78.

Малахов В.В., Березинская Т.Л. Организация кровеносной системы щетинкочелюстных (Chaetognatha)// Докл. РАН. 2001. Т. 376. № 4. С. 566-568.

Столярова М.В., Касаткина А.П. Ультраструктурная характеристика кожного эпителия щетинкочелюстных (Chaetognatha) // Доклады РАН. 1988. Т. 302. № 5. С. 1232–1233.

Столярова М.В., Касаткина А.П. Ультраструктура кишечного эпителия у примитивного представителя щетинкочелюстных *Aidanosagitta macilenta*// Цитология 1990. Т. 32. N 7. С. 671-676.

Столярова М.В., Касаткина А.П. Сравнительное исследование межклеточных контактов у некоторых беспозвоночных// Доклады РАН. 2001. Т. 376. № 5. С. 715-717.

Столярова М.В., Касаткина А.П. Способ определения радиоактивного загрязнения акваторий на основе биоиндикации. Патент на изобретение № 2441215. Опубликовано: 27.01.2012. Бюл. № 3, 18 с.

Duvert M., Salat C. Ultrastructural studies on the fins of Chaetognaths// *Tissue and Cell*. 1991. V. 22. P. 853-863.

Ghirardelli E. Some aspects of the biology of the Chaetognaths// *Adv. Mar. Biol.* 1968. V. 6: 271-375.

Kassatkina A.P., Lapshina B.I., Selina M.V. Planktonic anomalies in Russian waters of Far-Eastern Seas//Abstracts of 7th Pacific Science Inter-Congress, 1993. June 27 - July 3, Okinawa, Japan, p.111.

Reisinger E. Ultrastrukturforschung und Evolution// *Physico-Medica, Würzburg*. 1968. S. 1-50.

Shinn G. L. Chaetognatha. In: *Microscopic Anatomy of Invertebrates*. 1997. V. 15. P. 103-220.

Sorokin J.I., Wyskwarzev D.I. Feeding on dissolved organic matter by some marine animals. 1973. *Aquaculture*, 2: 141-148.

Thuesen E.V., Kogure K. Bacterial production of tetrodotoxin in four species of chaetognaths// *Biological Bulletin*. 1989. V. 176. P. 191-194. Marine Biological Laboratory. Woods Hole.

Welsch U., Storch V. Fine structural and enzyme histochemical observations of the epidermis and the sensory cells of *Sagitta elegans*// *Zool. Anz*. 1984. V. 210. N 1-2. P. 34-43.

ВОПРОСЫ УПРАВЛЕНИЯ В РЫБНОМ ХОЗЯЙСТВЕ

Е.В. Осипов

ФГБОУ ВПО Дальрыбвтуз, Владивосток

oev@mail.ru

Управление в рыбном хозяйстве напрямую влияет на экологию, в зависимости от методологического подхода, хозяйственная деятельность является надсистемой экологии или ее частью. В обоих случаях возникают задачи управления в достаточно широком представлении, поэтому исследования проводили в рамках следующих задач:

- исследование проблематики и существующих подходов при исследовании и решении задач в данной области;
- выбор методики и, соответственно, понятийного аппарата для проведения исследований;
- получение предварительных результатов и постановка дальнейших задач исследований.

Основной методикой исследования выбрана «Достаточно общая теория управления» [1] (ДОТУ), которая широко применяется для исследования и прогнозирования развития суперсистем, что в полной мере отвечает требованиям для исследований задач управления в рыбном хозяйстве. На основе приоритетов управления ДОТУ составлена таблица 1, где показаны элементы системы управления в рыбном хозяйстве.

Для большинства рыбохозяйственная наука началась с начала прошлого века, хотя рыбохозяйственная деятельность носила промышленный характер достаточно давно, при этом возникающие проблемы рыболовства в исторической ретроспективе появились со временем развития этой науки. Ответ, почему так происходило, очевиден из таблицы 1, где методологический и хронологические приоритеты пусты, поскольку научные работники, имеющие теоретическую базу, плохо понимали процессы рыбохозяйственной деятельности, а традиционные рыбаки понимали процессы – были «замечательными» (замечали) и не утруждали себя разработкой теории в контексте современной науки, а передача управленческих навыков рыбаками осуществлялась годами. Затем, когда с традиционным рыболовством было покончено, помочь управленцам (чиновникам) и научным работникам было некому. Поэтому рыбохозяйственная наука в области управления рыболовством находится на этапе накопления «традиций». Насколько долгий

это процесс и завершится ли он? Заметим, что таблица 1 составлена в соответствии с современным состоянием рыбохозяйственной науки, здесь можно заметить отсутствие описания напротив более высоких приоритетов управления.

Однако, по сути, концептуальное управление рыбохозяйственной деятельностью в последние 100 лет находится в руках государственных чиновников, а в основе научных подходов управлением рыбохозяйственной деятельностью присутствует совмещения этого «концептуального управления» с экологией.

В последние годы «концептуальное управление» рыбохозяйственной деятельностью в нашей стране базируется на распределении квот между предприятиями и их отчетности через систему мониторинга. В тоже время ОДУ определяется путем контрольных съемок и обсуждением на промысловых советах (экспертная оценка), окончательное решение определяется государственными чиновниками. Поэтому в настоящее время управление рыболовством в политики федерального агентства базируется на бесструктурном способе управления для предприятий рыбохозяйственной отрасли и на структурном управлении за счет структур, обеспечивающих работу системы мониторинга и сбора промысловых съемок для определения ОДУ. Эти структуры должны обеспечивать обратную связь в системе управления, однако анализ работы этих структур следующий [2]:

Таблица 1. – Приоритеты управления

Приоритеты управления	Орудия рыболовства – классификация	Методы регулирования промысла	
Информационные			
Методологический (концептуальный)			
Хронологический			
Фактологический	Орудия рыболовства и системы, использующие физические поля информационного воздействия	Регулирование временем промысла	
Материальные			
Экономический	Орудия рыболовства, использующие искусственные барьеры	Селективность – размеры ячеи и т.д.	Быстродействие Мощность (в смысле необратимости результата)
Генное	Орудия рыболовства, использующие приманки – наживку		
Прочие - активные	Активные орудия рыболовства		

1 – Система мониторинга констатирует ситуацию на промысле. Предприятия не могут нарушать правила рыболовства, запрещающие иметь прилов. В действительности, на промысле приловы превышают ограничения, но в системе отсутствует их фиксация, и фактически данная информация выпадает из системы управления. Именно эта информация отражает реакцию системы управления по размерному ряду объекта лова и их распределению, что отражает общие процессы в экологии. Также выпуск продукции регламентируется нормами выхода продукции. Для всех очевидно, что нормы носят субъективный характер, поскольку они усредненные по предложенным методикам. В отчетности системы мониторинга практически все предприятия улов рассчитывают исходя из произведенной продукции с точностью до 1 кг – для биологических систем точность в 100% абсурдна.

2 – Научные съемки констатируют их результативность, а в определении ОДУ отсутствует объективность. ОДУ обычно коррелирует с освоением квот, а там, где отсутствует совпадение, объекты называют недоиспользуемыми. Для важных объектов промысла, таких как минтай, квоты осваиваются всегда. Но из этого не следует, что ОДУ получено объективно, поскольку первая структура (Система мониторинга) запускает в систему управления абсурдную информацию. За счет этого результаты научных съемок интересны сами по себе, как часть изменения состояния системы.

В тоже время ОДУ определяется еще обсуждением на промысловых советах (экспертная оценка), окончательное решение определяется государственными чиновниками.

В данном случае информация, по умолчанию связанная с политикой (управлением), становится очевидной:

- вопросы экологии и возобновляемости биоресурсов исключены из управления.
- социальные вопросы в обществе поддерживаются за счет информации по оглашению.

Таким образом, перспективы при существующей политике следующие – две структуры управления и в дальнейшем будут отстраиваться (в особенности рыбохозяйственная наука) по пути имитации деятельности, поскольку представители рыбохозяйственной науки, исходя из собственного понимания, обслуживают интересы этой политики. Изменение такой политики лежит в области создания более мощной концепции управления рыбным хозяйством.

ЛИТЕРАТУРА

1. Достаточно общая теория управления // Санкт-Петербургский государственный университет, 2003. 419 с.

2. *Осинов Е.В.* Мнение по статье В.М. Борисова «об «устойчивом» рыболовстве и «управлении» морскими рыбопромысловыми запасами (на примере трески Баренцева моря)» и взгляде В.П. Шунтова на статью//Рыбное хозяйство. 2014. № 6. С. 62.

КЛИМАТИЧЕСКИЕ АНОМАЛИИ В УМЕРЕННЫХ ШИРОТАХ АЗИАТСКО-ТИХООКЕАНСКОГО РЕГИОНА И ИХ ВЗАИМОСВЯЗИ

В.И. Пономарев, Е.В. Дмитриева, С.П. Шкорба

Тихоокеанский океанологический институт им. В.И. Ильичева ДВО РАН, Владивосток

pvi711@yandex.ru

Введение

Наряду с трендами потепления в приземном слое атмосферы и верхнем слое океана за период инструментальных метеорологических и океанографических наблюдений (за последние 150, 100 и 50 – 60 лет) существенный вклад в региональные аномалии погоды и климата вносят многолетние и межгодовые колебания атмосферной и океанической циркуляции, потоков тепла между океаном и атмосферой и остальных характеристик этой взаимодействующей системы. Амплитуда региональных климатических колебаний, как правило, значительно превышает величину приращения линейного тренда конкретных параметров системы океан – ледяной покров – атмосфера. Наиболее важными физическими параметрами системы являются приземная температура воздуха, атмосферное давление, скорость ветра, облачность, осадки, речной сток, температура, соленость, тепловой и солевой балансы поверхности океана, скорость течения, характеристики ледяного покрова, переносы тепла в океане и атмосфере. В большинстве из этих параметров можно выделить межгодовые и многолетние колебания с масштабами около 2-3 лет, 4-7 лет, 8-16 лет, 18-26 лет, 27 – 35 лет, которые могут иметь различные амплитуды и противоположные фазы в различных районах Земного шара.

При анализе данных инструментальных наблюдений за последние 100-160 лет (Minobe, 2000; Гудкович и др., 2009), а также колец деревьев за 200-250 лет (Minobe, 1997) выделяется также колебание климата квазиполувекового масштаба с периодом 50-70 лет. Такие колебания обнаружены северной части Тихого океана, на севере Американского континента (Minobe, 1997, 1999) и в Арктике (Гудкович и др., 2009), где фазы этого колебания, многолетие периоды потепления или похолодания примерно совпадают.

В современной интерпретации квазиполувековых колебаний климата, чередующихся аномалий с масштабами потепления или похолодания от 25 до 30 лет часто используется понятие климатических режимов. Ранее В.И. Бышевым и др. (2011) выделены климатические режимы аналогичного временного масштаба в Северной Атлантике при построении фазовых траекторий в декартовой системе координат, по

одной оси которой откладывается разность приземного атмосферного давления в центрах действия атмосферы Исландском и Азорском, а по другой оси - температура поверхности океана в районе этих же центров действия. В северной части Тихого океана выделить климатические режимы в терминах аналогичных по смыслу фазовых траекторий не удастся.

Разномасштабные аномалии и климатические режимы на юге Сибири, Дальнем Востоке и северной части Тихого океана

Цель нашей работы - диагноз разномасштабных аномалий регионального климата на основе анализа данных гидрометеорологических наблюдений в умеренных широтах АТР, в том числе на юге Сибири, Дальнем Востоке и северной части Тихого океана. Основное внимание уделяется району озера Байкал. Определяются взаимосвязи аномалий различного временного масштаба в этом районе с аномалиями в тропической зоне Тихого и Индийского океанов и в Арктике. Рассматриваются сценарии экстремальных климатических аномалий. Из множества параметров, характеризующих разномасштабные региональные климатические изменения в умеренных широтах Азиатско-Тихоокеанского региона (АТР), в данной работе мы анализируем приземную температуру воздуха, атмосферное давление, осадки, речной сток, тепловой баланс поверхности АТР. Использовались сеточные поля атмосферных характеристик у поверхности Земли из метеорологического реанализа NCEP NCAR с 1948 г. по 2015 г.

Для выделения многолетних климатических режимов в АТР, как мы рассматриваем особенности многолетнего изменения контрастов не только температуры поверхности океана и приземного атмосферного давления, но также разности между значениями результирующего потока тепла (Q) на поверхности океана в районах умеренных, средних и тропических широт, между значениями Q на Азиатском континенте и в океане умеренных широтного пояса. Контраст между Азиатским материком и северной частью Тихого океана обуславливает интенсивность Азиатско-Тихоокеанской муссонной системы и меридиональный обмен теплом, соответствующий определенным типам циркуляции атмосферы в АТР. Контраст между осредненными вдоль круга широты значениями приземного давления, температуры воздуха в зональных поясах высоких и умеренных широт определяет интенсивность зональной циркуляции атмосферы и циркумполярного вихря.

В результате за период наблюдений с 1948 по 2014 г. в АТР по контрастам Q и приземного атмосферного давления выделены три климатических режима 50-х – 60 лет, начала 70х – середины 90х лет и с конца 90х – начала 2000х по настоящее время. Как

показывают оценки современный климатический режим начала 21 века на юге Сибири, в байкальском регионе, во всем бассейне реки Селенга, в том числе в бассейне этой реки на территории Монголии характеризуется наибольшим летним потеплением, ростом атмосферного давления, уменьшением летних сумм осадков (рис.1б).

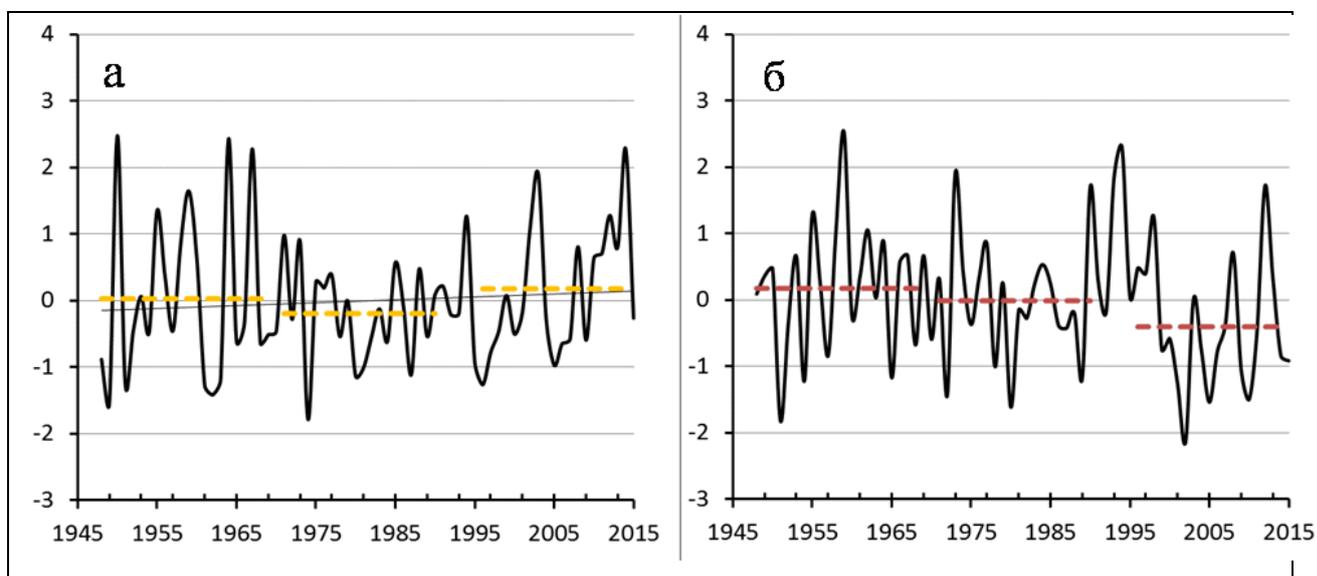


Рис.1. Нормализованные аномалии сезонных сумм осадков гидрологической весной (а) и календарным летом (б) на территории Монголии (40° - 50° с.ш., 100° - 110° в.д.), включающей значительную часть бассейна водосбора реки Селенга за многолетний период с 1948 г. по 2015 г.

В среднем многолетнем годовом ходе наименьшие сезонные суммы осадков в байкальском регионе, в Сибири и на Дальнем Востоке наблюдаются зимой, а наибольшие летом. Максимальные месячные суммы осадков на Байкале и в Сибири наблюдаются в июле, когда отмечается наибольшая повторяемость циклонов, а на Дальнем Востоке - в августе в период прохождения тайфунов. Аномалии осадков в байкальском регионе и в умеренных широтах Сибири в июле, августе

На рис.1б показана отрицательная аномалия летних осадков в последние 18 лет (с 1997г. по 2015г.) на территории Монголии (40° - 50° с.ш., 100° - 110° в.д.), включающей значительную часть бассейна водосбора реки Селенга в последние 18 лет. Экстремальное уменьшение осадков в отмеченном районе наблюдалось в 1997г., значительное уменьшение в 2005 и 2011гг. и менее значительное в 2014 и 2015гг. Эти отрицательные аномалии осадков наряду с антропогенными факторами приводили к уменьшению стока реки Селенга в последние 18 лет. Сток р. Селенга составлял 50% от общего стока в озеро Байкал.

В 2015г. отмечается экстремальной уменьшение стока Селенги несмотря на не экстремальный дефицит весенних и летних сумм атмосферных осадков. Вместе с тем, прошедшим летом наблюдалась значительная положительная аномалия приземной температуры воздуха в байкальском регионе, Бурятии, бассейне реки Селенга, сильные пожары в Бурятии, что привело к значительному увеличению испарения в бассейне водосбора реки Селенга. Не исключены и антропогенные эффекты хозяйственной деятельности в бассейне водосбора реки Селенга на территории Монголии.

Климатический тренд предшествующих десятилетий прошлого века в умеренных широтах АТР, сопутствующий глобальному потеплению, указывал на увеличение зимней температуры воздуха и увеличение годовых сумм атмосферных осадков в умеренных широтах Азии. Этот факт также указывает на смену климатического режима в конце 20го - начале 21 века.

На рис. 2 показаны области увеличения (красный и желтый цвет) и уменьшения (голубой и синий цвет) приземного атмосферного давления в зимний и летний сезоны в многолетний период с 1996 по 2014 г. по сравнению с периодом 1971-1991гг.

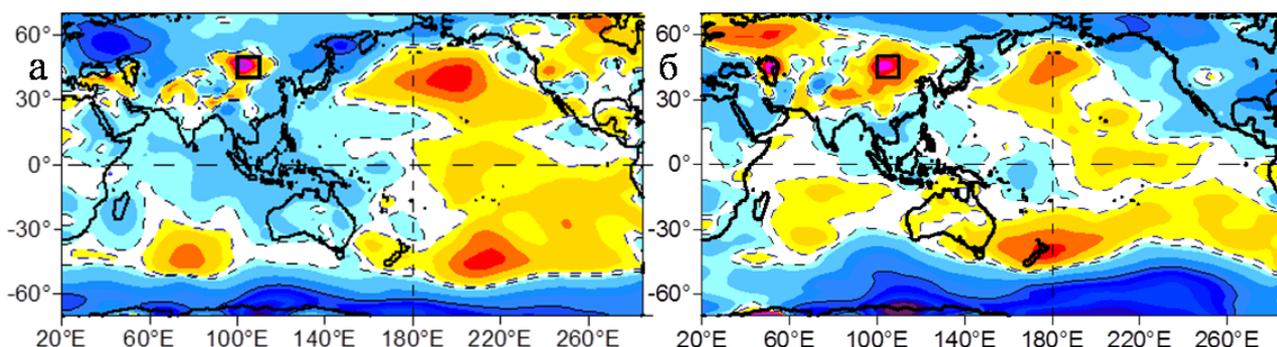


Рис.2. Разность между средними полями приземного атмосферного давления в периоды 1996-2014гг. и 1971-1991гг.

Видно, что как в зимний (рис.2а), так и в летний (рис.2б) сезоны северного полушария рост атмосферного давления охватывает значительную часть Тихого океана с практически симметричными максимумами центральных районах океана средних и умеренных широт северного и южного полушарий. Аналогичное увеличение давления в зимний и летний сезоны произошло в южной части Индийского океана и в байкальском регионе с максимумом на территории Монголии (40° - 50° с.ш., 100° - 110° в.д.), включающей значительную часть бассейна водосбора реки Селенга, выделенном квадратной рамкой. Летом положительная аномалия приземного давления, потепление и уменьшение осадков охватывает также Северную Европу и континентальную часть Восточной Азии средних и умеренных широт, в том числе байкальский регион.

Уменьшение давления и усиление циклонической активности характерно для Восточной Арктики, Южного океана (севернее 50° ю.ш.), окраинных районов Тихого и Индийского океанов, включая Охотское, Берингово моря и в меньшей степени Японское море. В результате показанной смены климатического режима в конце 20го века в северо-западной окраинной части Тихого океана и особенно в западной субарктике в последние 16 лет увеличилась повторяемость сильных штормов и экстремальных осадков.

Работа выполнена при поддержке гранта РФФИ 15-05-03805 и проекта Дальний Восток 15-И-1-047о.

ЛИТЕРАТУРА

Бышев В.И., Нейман В.Г., Романов Ю.А., Серых И.В. О фазовой изменчивости некоторых характеристик современного климата в регионе Северной Атлантики // ДАН. 2011. Т.438, № 6, С.817–822.

Гудкович З.М., Карклин В.П., Смоляницкий В.М., Фролов И.Е. О характере и причинах изменений климата Земли // Проблемы Арктики и Антарктики. 2009. Vol. 81. N1. С.15-23.

Minobe S. A 50–70 year climatic oscillation over the North Pacific and North America // Geophys. Res. Lett. 1997. V. 24. P. 683–686.

Minobe S. Resonance in bidecadal and pentadecadal climate correlations over the North Pacific: role in climatic regimes shifts // Geophys. Res. Letters. 1999. V. 26. P. 855–858.

СИНОПТИЧЕСКАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ ЦИРКУЛЯЦИИ В ЗАЛИВЕ ПЕТРА ВЕЛИКОГО И ПРИЛЕГАЮЩЕЙ ЧАСТИ ЯПОНСКОГО МОРЯ

В.И. Пономарев, П.А. Файман, В.А. Дубина, И.В. Машкина

*Тихоокеанский океанологический институт им. В.И. Ильичева ДВО РАН, Владивосток,
pvi711@yandex.ru*

Введение

Основная цель нашей работы – исследовать изменчивость системы взаимосвязанных вихрей и струйных течений синоптического и субсиноптического масштабов на внутреннем и внешнем шельфе залива Петра Великого, над материковым склоном и в прилегающей глубокой части Японского моря. Работа выполнена на основе численного моделирования циркуляции и анализа спутниковых изображений. Используется квазиизопикническая модель циркуляции океана [9], разработанная Н.Б. Шапиро и Э.Н. Михайловой в Морском гидрофизическом институте (Севастополь). Результаты моделирования верифицируются с использованием данных наблюдений с различных спутников (NOAA, Aqua (MODIS), Landsat-5). Определяются особенности образования и эволюции разномасштабных вихрей и струйных течений в летний и осенний сезоны.

Постановка численных экспериментов с моделью циркуляции вод

Численные эксперименты по моделированию циркуляции синоптического и субсиноптического масштабов выполняли для крупномасштабной области северо-западной части Японского моря ($41^{\circ}\text{N} - 43.4^{\circ}\text{N}$, $129.5^{\circ}\text{E} - 134.3^{\circ}\text{E}$), во много раз превышающей площадь залива Петра Великого. В этом случае заданные граничные условия на открытых границах расчетной области (за исключением области выноса пресных речных вод) практически не влияют на моделируемые внутрисезонные особенности разномасштабной вихревой динамики и водообмена залива с глубоким морем. Горизонтальное разрешение модели составляет в первом численном эксперименте 1250 м, во втором 500 м.

Для глубокого моря и континентального склона Центральной котловины моря исходный рельеф дна высокого разрешения выбирался из архива ETOPO2 с горизонтальным разрешением, а для шельфа залива использовался массив рельефа дна, подготовленный А.Ю. Лазарюком путем оцифровки навигационных карт. Рельеф дна задавался наиболее реалистичным для данного разрешения модели. Интегрирование

модели производили на один год после согласования начальных условий – запуска модели с повышенной горизонтальной вязкостью на срок около одного месяца. Для моделирования вихрей и струйных течений синоптического (20 – 100 км) и субсиноптического масштабов (8 – 12 км) после согласования начальных условий в модели минимизировалось влияние как горизонтальной и вертикальной вязкости, так и турбулентной диффузии. Учитывался диапикнический обмен теплом и солью, как и трение между внутренними слоями модели [9]. На боковых границах области интегрирования в первом эксперименте с разрешением 1250 м задавались условия прилипания на всем контуре. Во втором эксперименте, с разрешением 500 м, эти условия выполнялись на большей части боковой границы, за исключением области выноса пресных вод реки Раздольная, где задавался средний многолетний речной сток реки Раздольная с месячным разрешением. Приливы и суточный ход заданных метеорологических характеристик в экспериментах не учитывали.

Внешние поля напряжения трения ветра, скорости ветра, потока коротковолновой радиации, температуры и влажности воздуха, скорости выпадения атмосферных осадков и облачности задавали с суточным разрешением по данным метеорологического реанализа (NCEP/ NCAR). Значения всех внешних метеорологических характеристик в узлах регулярной сетки усредняли в каждые сутки года за период с 1980 по 2000 г. Начальными условиями для температуры и солености в каждом модельном слое морской воды являются горизонтально неоднородные крупномасштабные поля температуры и солености на изопикнических поверхностях. Эти начальные поля для глубокой части Японского моря получены на основе анализа океанографических СТД съемок всего моря в конце июля – начале августа 1999г. по международному проекту CREAMS2.

Разномасштабная вихревая динамика в заливе Петра Великого

В лощиях 1960, 1972-1996гг., а также во многих научных статьях обзорного характера приводятся существенно отличающиеся обобщенные схемы основных течений на поверхности залива Петра Великого [1, 2]. В нескольких приведенных в [1, 2] схемах течений есть лишь две основные общие характерные для любого сезона особенности циркуляции. Это направленное на запад Приморское течение вдоль южной границы залива и антициклоническая циркуляция в центральной части залива, смещающаяся на северо-восток при смене ветра с южного на северный. В мелководных частях Амурского и Уссурийского заливов отмечается изменения циркуляции с циклонической на антициклоническую при изменении ветра с южного на северный. Тем не менее, из практики поиска лодок, потерявших управление в центральной части залива Петра

Великого, следует, что даже при слабом ветре они часто перемещаются в направлении, противоположном направлению основных течений залива, приведенных в отмеченных обобщенных схемах. Причиной является показанная в данной работе значительная внутрисезонная синоптическая изменчивость вихревой структуры течений в заливе.

Антициклонические вихри синоптического масштаба, формирующиеся над кромкой шельфа Приморья в восточной части расчетной области, перемещаются, как правило, вдоль кромки шельфа в западном направлении к центральной части залива Петра Великого. Скорость перемещения вихрей может достигать около 7–8 см/с. Вертикальная ось этих вихрей имеет преимущественный наклон вниз по ведущему потоку Приморского течения и лишь небольшой наклон в сторону шельфа, соответствующий крутому материковому склону Центральной котловины моря.

Вихри первоначально образуются в пикноклине, в области наибольших вертикальных градиентов плотности, за счет бароклинной неустойчивости течения и быстро охватывают нижнюю часть главного пикноклина и глубинный слой. В верхнем перемешанном слое (ВПС) система разномасштабных вихрей наиболее полно проявляется при заглублинии ВПС и достижении его максимальной толщины, изменяющейся в конце августа – сентябре в зависимости от вертикальной стратификации и скорости ветра от 10 до 25 м (рис. 1а). При тонком ВПС толщиной до 2–3 м многие вихри могут не проявляться на поверхности моря, что следует как из численных экспериментов, так из анализа спутниковых изображений.

Нижняя часть антициклонических вихрей над кромкой шельфа и континентальным склоном расположена в глубинных водах моря до горизонтов 2000–3000 м. Толщина слоя моря, охватываемого вихрем, пропорциональна горизонтальному размеру вихря в верхней части пикноклина и бароклинному радиусу деформации Россби, зависящему от характерного вертикального градиента плотности. Вертикальный градиент плотности в пикноклине значительно изменяется в годовом ходе и может существенно варьировать вдоль оси Приморского течения в каждый метеорологический синоптический период. Соответственно, в зависимости от атмосферных воздействий в различных локальных районах течения образуются антициклонические вихри разных размеров. Вихри меньших горизонтальных размеров охватывают меньший по толщине слой моря, и скорость их перемещения вниз по течению выше, чем скорость движения более крупных вихрей в соответствии со средней в слое скоростью течения. Антициклонические вихри меньших масштабов, образующиеся над кромкой шельфа и континентальным склоном Центральной котловины и перемещающиеся вниз по течению, как правило, догоняют более крупные

вихри того же знака, образуя вихревые пары [10]. Через несколько суток вихрь большего масштаба поглощает меньший.

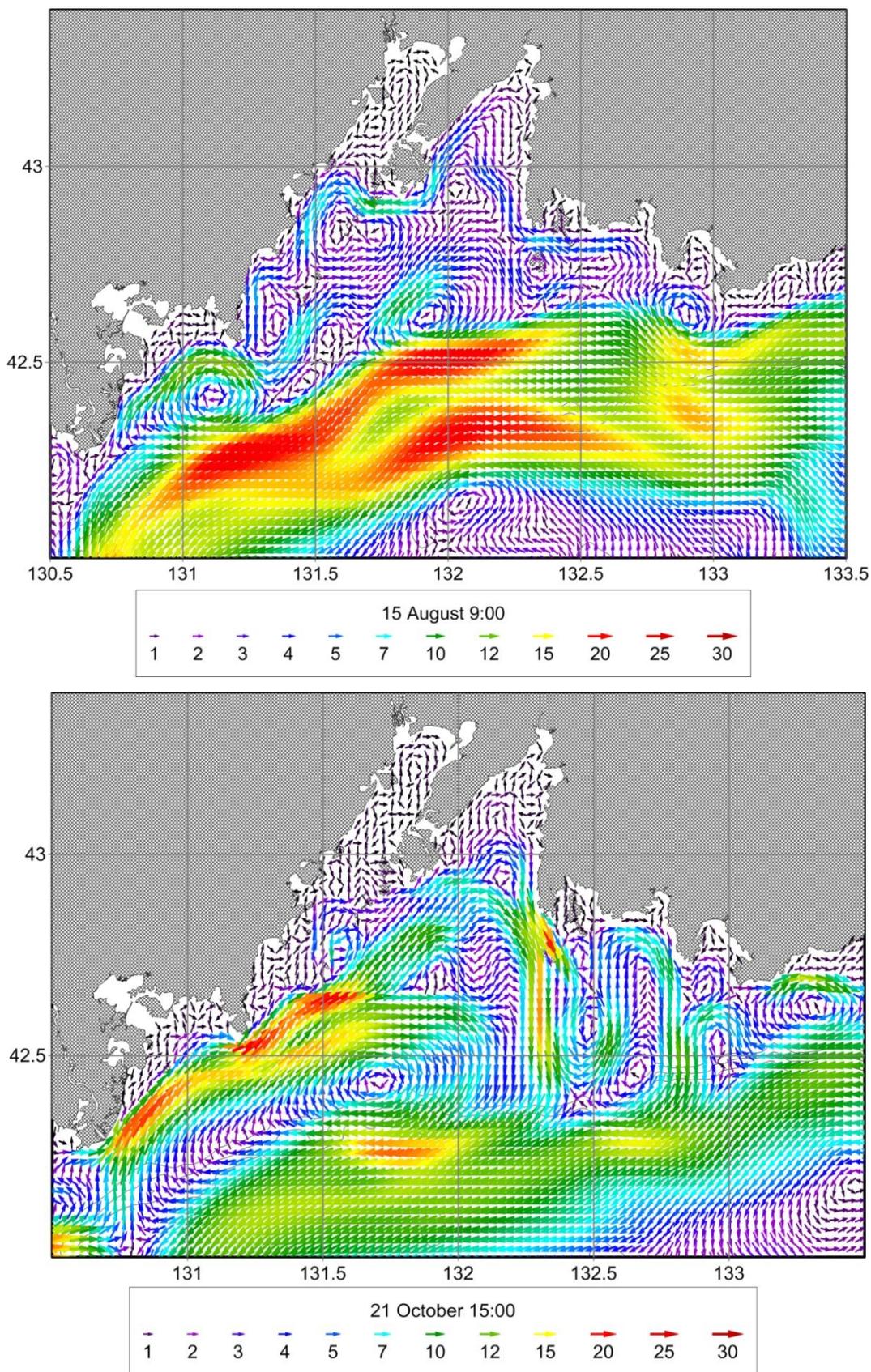


Рис. 1. Скорость течения в ВПС 15 августа (а) и 21 октября (б) в первом численном эксперименте с горизонтальным разрешением 1250м.

При заглублинии пикноклина и уменьшении максимума вертикального градиента плотности в конце лета на траверзе центральной части залива Петра Великого размер антициклонических вихрей увеличивается и скорость их перемещения уменьшается. Один из антициклонических вихрей выходит на квазистационарный режим в западной части залива на траверзе мыса Гамова под влиянием рельефа материкового склона, шельфа, очертания берега и формирующегося устойчивого юго-западного течения вдоль западного склона шельфа залива Петра Великого (рис. 1а). Это юго-западного течения значительно усиливается, становится наиболее протяженным в западной и центральной части залива при смене летнего муссона на зимний в середине октября (рис. 1б). На внутреннем шельфе Уссурийского и Амурского заливов завихренность течения в ВКС изменяется с циклонической на антициклоническую, в то время как в нижележащем слое остается устойчивая циклоническая завихренность скорости течения, слабо зависящая от преобладающего направления и завихренности ветра.

Основные закономерности формирования, эволюции и перемещения антициклонических вихрей синоптического масштаба и циклонических вихрей субсиноптического масштаба на внешнем шельфе залива Петра Великого, полученные в численных экспериментах подтверждаются результатами анализа спутниковых изображений и гидрологических измерений в море [3 – 6, 8]. Разномасштабные вихревые структуры и струйные течения играют значительную роль в процессах переноса, вертикального обмена и перемешивания в заливах, обмена теплом, солью, биогенными элементами и другими растворенными и взвешенными веществами между водами шельфа и глубокого моря.

Поля скорости течения в верхнем квазиоднородном слое моря для теплого периода года с суточным разрешением, полученные в первом численном эксперименте с горизонтальным разрешением 1250 м, использовались в [7, 10]. В этих работах в рамках Лагранжева подхода исследуются процессы перемешивания и переноса в заливе Петра Великого и прилегающей части Японского моря [7], а также в районе протяженного шельфа Приморья и прилегающей части моря [10]. Показаны особенности водообмена между шельфом и глубоким морем. Выделены застойные зоны, зоны перемешивания на шельфе, коридоры интенсивного выноса вод из залива в глубокую часть моря, а также поступления вод открытого моря в зону шельфа [7].

Работа выполнена при поддержке гранта РФФИ 15-05-03805 и проекта Дальний Восток 15-И-1-003о.

Литература

1. *Арзамасцев И.С., Данченков М.А., Мишуков В.Ф.* Поверхностные течения залива Петра Великого С. 62-75. В книге: Современное экологическое состояние залива Петра Великого Японского моря / отв. ред. Н.К. Христофорова/. – Владивосток: Издательский дом ДВФУ, 2012. 440 с.
2. *Данченков М.А.* Обобщённая схема течений залива Петра Великого // Труды Региональной Конференции "Океанография залива Петра Великого". Владивосток, ДВНИГМИ, 2012. С. 31-36.
3. *Дубина В.А., Файман П.А., Пономарев В.И.* Вихревая структура течений в заливе Петра Великого // Известия ТИНРО. 2013. Т.173. С.247-258.
4. *Ладыченко С.Ю., Лобанов В.Б.* Синоптические вихри в районе залива Петра Великого по спутниковым данным // Исследования Земли из космоса. 2013. № 4. С. 3-15.
5. *Никитин А.А., Лобанов В.Б., Данченков М.А.* Возможные пути переноса тёплых субтропических вод в район Дальневосточного морского заповедника // Изв. ТИНРО. 2002. Т. 131. С. 41-53.
6. *Пономарев В.И., Файман П.А., Дубина В.А., Машкина И.В.* Синоптические вихри над материковым склоном Японской котловины и шельфом Приморья // Изв. ТИНРО. 2011. Т. 167. С. 160-175.
7. *Пранц С.В., Пономарев В.И., Будянский М.В., Улейский М.Ю., Файман П.А.* Лагранжев анализ перемешивания и переноса вод в морских заливах // Изв. РАН, Физика океана и атмосферы. 2013. Т. 49, № 1. С. 91–106.
8. *Рогачев К.А.* Субмезомасштабные струи на континентальном шельфе залива Петра Великого (Японского моря) // Современные проблемы дистанционного зондирования Земли из космоса. 2010. Т. 7, № 3. С.186-190.
9. *Шапиро Н.Б., Михайлова Э.Н.* Параметризация диапикнического обмена в квазиизопикнической модели океана // Сб. научных трудов памяти проф. А.И. Фельзенбаума, МГИ НАНУ, Севастополь. 2001. С. 31–47.
10. *Prants S.V., Budyansky M.V., Ponomarev V.I., Uleysky M.Yu.* Lagrangian study of transport and mixing in a mesoscale eddy street//Ocean Modeling. 2011. Vol.38. №1-2. P. 114-125.

РЕПРОДУКТИВНЫЕ СТРАТЕГИИ ПОЛИХЕТ

В.И. Радашевский

Институт биологии моря им. А.В. Жирмунского ДВО РАН, Владивосток

radashevsky@gmail.com

Приведены примеры адаптивных характеристик разных видов полихет спионид, связанных с размножением. Обсуждаются причинно-следственные связи репродуктивных характеристик с эволюционными и экологическими характеристиками видов.

РАСЧЁТ СКОРОСТИ ИЗМЕНЕНИЙ В БИОЛОГИЧЕСКОЙ СИСТЕМЕ ДЛЯ ВЫЯВЛЕНИЯ ОТДЕЛЬНЫХ ФАЗ РАЗВИТИЯ

В.В.Суханов, О.И.Кириллов

Институт биологии моря им. А.В. Жирмунского ДВО РАН, Владивосток

bbc@imb.dvo.ru

Любая биологическая система проходит череду последовательных фаз развития. Выявление этих фаз представляет собой сравнительно простую задачу, если на каждой такой фазе процесс описывается альтернативным («есть - нет») единственным признаком. Если же характеристических признаков больше одного и если они количественные, то задача выявления последовательности фаз становится сложнее, так как границы между фазами более размыты. Как найти момент, когда гадкий утёнок превращается в прекрасного лебедя?

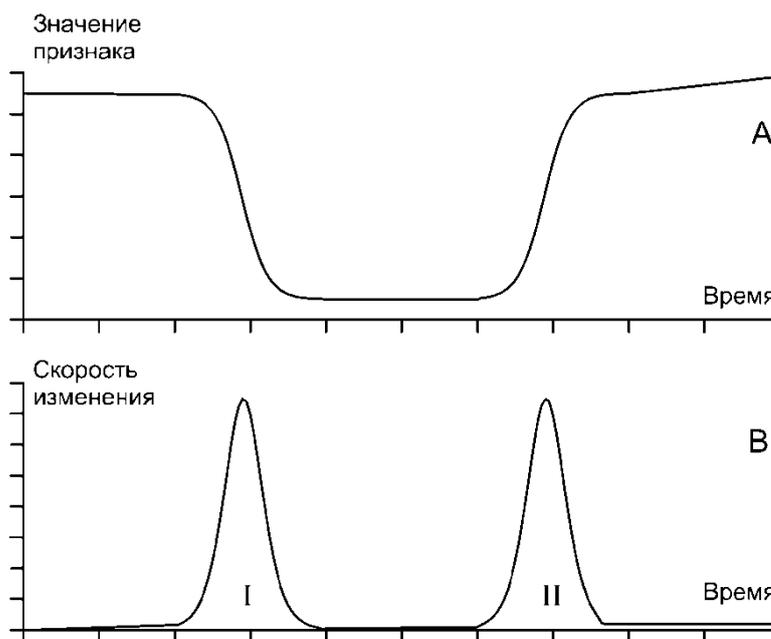


Рис.1

Работа посвящена описанию простого количественного метода, позволяющего более объективно подойти к решению данной задачи. Этот метод базируется на понятии скорости процесса и требует расчёта производных, представленных в той или иной форме.

На рис. 1 показан абстрактный пример. Переменная, описывающая процесс, вначале представлена высоким постоянным значением, затем резко падает вниз, остаётся на этом уровне некоторое время, а затем также резко возвращается к высокому, медленно растущему значению (рис. 1-А). Процесс проходит три последовательные фазы. Моменты перехода от одной фазы к следующей можно найти, вычислив первую производную

функции. Эта производная показана на рис. 1-В. При этом здесь неважен знак производной, поскольку используется её абсолютное значение. Видно, что «всплески» производной (они обозначены римскими цифрами I, II) отмечают моменты времени, разграничивающие три последовательные фазы: высокий, низкий, а затем вновь высокий уровень признака.

Когда состояния системы измеряются в дискретные моменты времени, от производных переходят к конечным разностям. Отличия в соседних состояниях системы могут описываться разными функциями. Перейдём к конкретным примерам.

Японское море представляет собой водоём, вытянутый от юго-западного к северо-восточному направлению. Края водоёма заканчиваются относительно крупными проливами: Корейским на Ю-З, Лаперуза и Татарским на С-В. Через эти проливы внутрь моря и наружу из него мигрируют различные виды nekтона. Направление и интенсивность этих миграций зависят от сезонных изменений в температуре воды. Для оценивания темпа изменений в видовой структуре сообщества можно использовать (Суханов, Иванов, 2009) показатель скорости сезонной сукцессии $v(t)/dt$. Здесь $t = t_j + t_{j+1} / 2$ – средняя арифметическая между смежными j -ми ($j+1$)-м моментами времени, $dt = t_{j+1} - t_j$ – интервал между этими моментами времени, величина $v(t) = -\ln R_{j,j+1}$ есть характеристика различий в видовой структуре сообщества, находящегося в j -м и ($j+1$)-м состоянии (Rogers, Tanimoto, 1960). В свою очередь величина $R_{j,j+1} = \sum_{i=1}^S p_{i,j} \cdot p_{i,j+1} / \sqrt{\sum_{i=1}^S p_{i,j}^2 \sum_{i=1}^S p_{i,j+1}^2}$ есть коэффициент корреляции между j -й и ($j+1$)-й видовыми структурами, подсчитанный по Пьянке (Pianka, 1975), где $p_{i,j}$ и $p_{i,j+1}$ – доля i -го вида от общей биомассы сообщества в j -м и ($j+1$)-м моментах времени. Размерность показателя $v(t)/dt$, характеризующего скорость экологической сукцессии, равна [1/время]. Чем больше эта скорость, тем быстрее падает сходство видовой структуры в смежных во времени состояниях сообщества.

На рис. 2 показана помесечная динамика для скорости сезонной сукцессии в nekтонных сообществах, обитающих в российской рыбопромысловой зоне Японского моря. Видны два всплеска этой скорости, приходящиеся на весну (апрель) и на осень (октябрь). В эти краткие переходные периоды видовая структура nekтона демонстрирует кардинальные изменения. Весной холодноводные виды уходят из района исследований, а тепловодные заходят в Японское море с юго-запада, из Корейского пролива. Осенью при выхолаживании вод тепловодные виды выходят на юг через те же «ворота», а их место занимают холодноводные виды. Этот процесс ежегодно повторяется. В летнюю фазу вся

изученная акватория в основном населена тепловодными, а в зимнюю фазу – холодноводными видами.

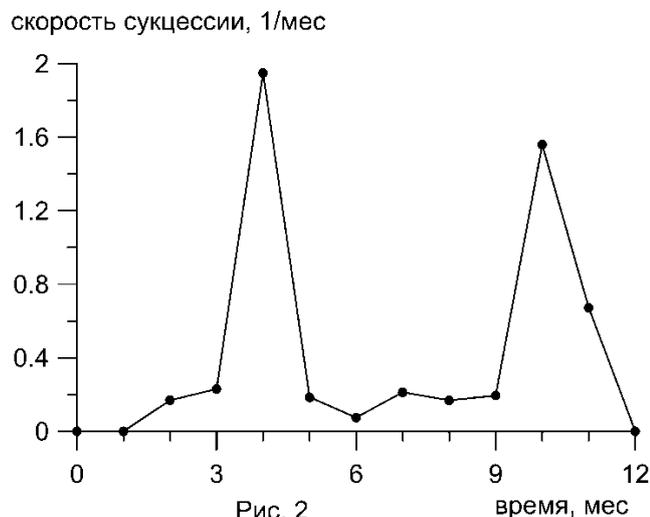


Рис. 2

Другой пример описывает развитие хронического стресса у животных (Кириллов, Хасина, 2001). Эксперименты были выполнены на самцах крыс «Вистар», подвергавшихся действию многократной физической нагрузки, длительной гипокинезии и скученного содержания. В качестве признаков, характеризующих развитие хронического стресса, были выбраны: масса тела, концентрация кортикостерона в крови, содержание холестерина надпочечников и активность гексокиназы печени. Три недостающих значения по кортикостерону в опытах по гипокинезии были восстановлены линейной интерполяцией. Поскольку все четыре признака имели разные размерности, они были преобразованы в безразмерную форму делением каждого значения признака на его среднюю арифметическую по всему временному ряду.

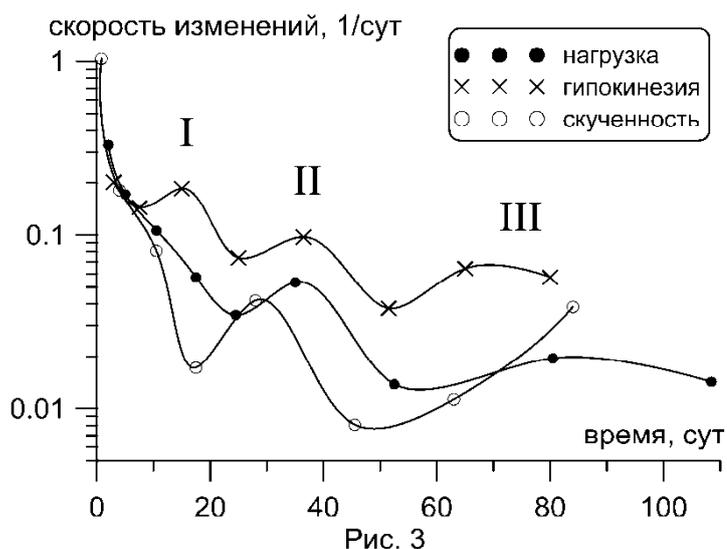


Рис. 3

Характеристика различий $v_i(t)$ в состоянии животного, подвергавшегося стрессовому воздействию i -го типа (нагрузка, или гипокинезия, или скученность)

описывалась формулой
$$v_i(t) = \sum_{k=1}^4 |X_{i,k,j} - X_{i,k,j+1}|$$
, где $X_{i,k,j}$ – значение k -го признака в эксперименте i -го типа в j -й момент времени, нормированное средней. Вертикальные чёрточки $|\dots|$ обозначают абсолютную величину. Индекс k пробегает 4 значения, соответствующие номерам признаков (масса тела, кортикостерон, холестерин и гексокиназа). Момент времени t , задаётся средней по интервалу $t = t_j + t_{j+1} / 2$. Скорость изменений, наблюдавшихся в процессе развития хронического стресса, описывается дробью $v_i(t)/dt$, где $dt = t_{j+1} - t_j$.

На рис. 3 показана динамика скорости изменений в состоянии животных при стрессовых воздействиях различных типов. Точки соединены сплайнами. Легко видеть, что скорость изменений показывает заметные колебания во времени для всех трёх типов стресса.

Вместе с тем, всплески скорости изменений для разных типов стресса не всегда совпадают по времени. Можно выделить три «выброса» этой скорости (на рис. 3 они указаны римскими цифрами).

Первый всплеск приходится примерно на 18-е сутки, он наблюдается только в опытах с гипокинезией. Второй всплеск показывают все три типа стресса, он приходится где-то на 36-е сутки в опытах с гипокинезией и нагрузкой, а также на 25-е сутки в опытах со скученностью. Третий выброс фиксируется примерно на 70-е сутки для опытов с гипокинезией и на 85-е сутки для опытов с физической нагрузкой. Ещё позже ожидается выброс в опытах со скученностью, но точнее определить его местоположение не удаётся.

Три всплеска на рис. 3 разделяют четыре расположенных между ними фазы: примерно 0 – 18, 18 – 32, 32 – 77, от 77 и далее суток. Таким образом, из рис. 3 следует четырёхфазная модель стресса, а не пятифазная, как утверждается в более ранней работе. Такое разночтение может быть вызвано пониженной точностью, которую даёт расчёт производных. Тем не менее, предлагаемый здесь подход может служить дополнительным методом, с помощью которого можно по-другому взглянуть на результаты экспериментов.

Описанная методика пригодна также для выделения отдельных стадий онтогенеза. Её преимущества перед классическим наблюдением становятся явными, во-первых, в тех случаях, когда стадии выделяются на основе целого комплекса количественных признаков, и, во-вторых, когда границы между стадиями размыты и плохо фиксируются.

Можно придумать ещё ряд других количественных показателей, характеризующих скорость изменений в динамике развития биологических систем. Перспективными здесь

представляются и методы многомерной статистики. Целью настоящей работы было стремление на простых примерах показать потенциальную пользу предлагаемого подхода.

ЛИТЕРАТУРА

Кириллов О.И., Хасина Э.И. Хронический стресс: пятифазовая модель вместо трёхфазовой? // Вестник ДВО РАН, 2001. № 1. С.29-38.

Суханов В.В., Иванов О.А. Сообщества nekтона в северо-западной части Японского моря. Владивосток: ТИНРО-центр, 2009. 282 с.

Pianka E.R. Niche relations of desert lizards // Ecology and evolution of communities. Cambridge, 1975. P. 292-314.

Rogers D.G., Tanimoto T.T. A computer program for classifying plants // Science, 1960. Vol. 132. # 3434. P. 1115-1118.

ЗООПЛАНКТОН ЗАЛИВА АКАДЕМИИ (ОХОТСКОЕ МОРЕ)

Н.В. Шлык, К.А. Рогачев

Тихоокеанский океанологический институт им. В.И. Ильичева, Владивосток

shl@poi.dvo.ru

На основе детальных океанографических съемок, выполненных в разные годы, изучено распределение зоопланктона залива Академии (северо-западная часть Охотского моря). Водные массы в заливе оказывают прямое воздействие на таксономический состав зоопланктона. Птероподы *Limacinahelicina* были доминирующим видом зоопланктона, создающими скопления в заливе в 2004 и 2013 гг. Птероподы принесены в залив Академии из северной части Охотского моря струйным течением Шантарского архипелага. Океанографические наблюдения выявили выразительные различия солености и плотности воды между 2004 и 2013 гг. Понижение солености составило около 3 епс, что соответствует понижению плотности воды на 4 кг/м^3 . Наиболее вероятной причиной понижения солености является грандиозный паводок на Дальнем Востоке в 2013 г. Съемки, выполненные в один сезон, но в разные годы, показали значительные различия в концентрации зоопланктона, и особенно в размерах птеропод. Мы впервые показываем значительное понижение солености и одновременно сокращение размеров пелагических моллюсков. Понижение солености и плотности воды связывается с неблагоприятными условиями развития этого арктического вида моллюсков.

РОЛЬ МОРФОЛОГИИ ГАМЕТ В ГИБРИДИЗАЦИИ УСТРИЦ

О.В. Юрченко, А.В. Калачев

Институт биологии моря им. А.В. Жирмунского ДВО РАН, Владивосток

olyurchenko@yandex.ru

Активная интродукция устриц в разные регионы Мирового океана ставит вопрос о контроле над возможной гибридизацией. Современные полевые и лабораторные исследования с использованием молекулярно-генетического подхода показали, что существование гибридов вполне возможно. Одним из критериев в оценке получения гибридов в лабораторных условиях является успех оплодотворения (*fertilization success*) – доля оплодотворенных ооцитов к общему числу зрелых ооцитов. В экспериментальных условиях показано, что межвидовое скрещивание может быть симметричным (сперматозоиды и ооциты видов А и В беспрепятственно сливаются и формируют зиготу) и асимметричным (сперматозоиды вида А легко оплодотворяют ооциты вида В, в то время как сперматозоиды вида В оплодотворяют ооциты вида А в гораздо меньшей степени или оплодотворение не идет вовсе) (Gaffney, Allen, 1993).

В современной литературе видоспецифичность взаимодействия гамет связывают с функционированием гамет-распознающих белков (GRP– gamete recognition protein) (Evans, Sherman, 2013). Однако, в отличие от мономорфизма GRP морских ежей (Moy et al., 2008) и их умеренного полиморфизма у митилид (Vacquier, Swanson, 2011), уникальность этих белков у устриц состоит в полиморфизме. Данный факт может свидетельствовать о существовании дополнительных механизмов, предотвращающих межвидовые скрещивания или, в некоторых случаях, способствующие им. В предложенном исследовании проверена роль морфологии гамет, а именно размеров литических структур сперматозоидов (акросомы и субакросомного пространства) и толщины вителлиновой оболочки зрелых ооцитов в межвидовых скрещиваниях четырех видов устриц рода *Crassostrea* – *C. angulata*, *C. ariakensis*, *C. gigas* и *C. virginica*. В качестве критериев использовали площади акросомы и субакросомного пространства на продольных срезах сперматозоидов и толщину вителлиновой оболочки зрелых ооцитов. Также был оценен диаметр зрелых ооцитов в просветах ацинусов. Морфометрические измерения проводили с использованием программного обеспечения для электронного микроскопа Zeiss Libra 200FE и программы Image J.

Результаты показали, что диаметр ооцитов у *C. angulata* и *C. gigas* около 50 мкм, в то время как у *C. ariakensis* и *C. virginica* около 40 мкм. Статистически достоверная разница в 10 мкм свидетельствует о разнице в объеме ооцитов примерно в два раза. Вителлиновая оболочка у всех четырех видов сформирована множеством неветвящихся микровилл и фиброзным веществом, заполняющим пространство между ними. Основываясь на электронной плотности вителлиновой оболочки, в ее структуре можно различить более плотный наружный слой и внутренний. Толщина вителлиновой оболочки статистически достоверно отличалась у всех видов за исключением *C. angulata* и *C. virginica*, при этом, у *C. ariakensis* она была наименьшей. Состав органелл в ооплазме был идентичен для всех видов; электронно-плотные желточные гранулы и липидные капли, множество митохондрий, рибосом и гликогеновых зерен равномерно распределены по всему объему ооплазмы. Заметно более плотное распределение желтка отличало *C. ariakensis*.

Сравнение площадей акросом и субакросомных пространств выявило статистически достоверные отличия во всех парных сравнениях, за исключением пары *C. angulata* и *C. gigas*.

При сопоставлении размерных характеристик литических структур сперматозоидов и вителлиновых оболочек зрелых ооцитов, становится очевидной их взаимосвязь: чем толще вителлиновая оболочка, тем крупнее литические структуры сперматозоида. Исключением оказалась *C. gigas*, ооциты которой обладают самой толстой вителлиновой оболочкой, но площади акросомы и субакросомного пространства спермиев этого вида вторые по величине после *C. angulata*.

Компиляция полученных и литературных данных по гибридизации устриц позволила заключить, что *C. angulata* и *C. gigas* – виды, образующие гибриды в природе (Huvet et al., 2004) и в лабораторных условиях (Leitão et al., 2007), кроме сходства в составе и третичной структуре гамет-распознающих белков (Wu et al., 2001) обладают большим сходством в строении и размерах гамет и их компартментов. В тоже время виды, которые в экспериментальных условиях демонстрируют асимметрию в ходе межвидового скрещивания, характеризуются значительными отличиями в строении гамет. Так, например, зрелые ооциты *C. ariakensis* легко оплодотворяются сперматозоидами и *C. virginica*, в то время как сперматозоиды *C. ariakensis* оплодотворяют ооциты *C. virginica* в значительно меньшей степени (соответственно, 94 и 53% оплодотворенных ооцитов, при этом внутривидовой показатель для обоих видов – 86%). К сожалению, в литературе отсутствуют какие-либо данные по структуре гамет-распознающих белков этих видов.

Формирование презиготных репродуктивных барьеров включает в себя громадное количество факторов. Мы считаем, что морфология гамет, наряду с функционированием гамет-распознающих белков, является важным фактором, вовлеченным в возможные межвидовые скрещивания.

ЛИТЕРАТУРА

Evans J.P., Sherman C.D.H. Sexual selection and the evolution of egg-sperm interactions in broadcast-spawning invertebrates // *Biol. Bull.* 2013. Vol. 224. P. 166–183.

Gaffney P.M., Allen S.K. Jr. Hybridization among *Crassostrea* species: a review // *Aquaculture*. 1993. V. 116. P. 1–13.

Huvet A., Fabioux C., McCombie H., Lapègue S., Boudry P. Natural hybridization between genetically differentiated populations of *Crassostrea gigas* and *C. angulata* highlighted by sequence variation in flanking regions of a microsatellite locus // *Mar. Ecol.Prog.Ser.* 2004. V. 272. P. 141–152.

Leitão A., Chaves R., Santos S., Guedes-Pinto H., Boudry P. Interspecific hybridization in oysters: restriction enzyme digestion chromosome banding confirms *Crassostrea angulata* × *Crassostrea gigas* F1 hybrids // *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 2007. V. 343. P. 253–260.

Moy G.W., Springer S.A., Adams S.L., Swanson W.J., Vacquier V.D. Extraordinary intraspecific diversity in oyster sperm binding // *PNAS*. 2008. V. 105. P. 1993–1998.

Vacquier V.D., Swanson W.J. Selection in the rapid evolution of gamete recognition proteins in marine invertebrates // *Cold Spring Harb. Perspect. Biol.* 2011. V. 3:a002931.

Wu Q., Li L., Zhang G. *Crassostrea angulata* binding gene and the divergence of fucose-binding lectin repeats among three species of *Crassostrea* // *Mar. Biotechnol.* 2011. V. 13. P. 327–335.

МУЖСКИЕ ГАМЕТЫ ECDYSOZOA, ОБЩЕЕ ВПЕЧАТЛЕНИЕ.

В.В. Юшин

Институт биологии моря им. А.В. Жирмунского ДВО РАН, Владивосток

Дальневосточный федеральный университет, Владивосток

vyushin@yandex.ru

Обоснованная молекулярно-филогенетическими исследованиями и в настоящее время считающаяся естественной группа беспозвоночных Ecdysozoa отражает тесные родственные связи между типами, способными к линьке в процессе онтогенеза: Arthropoda (включая Pycnogonida, Euchelicerata, Myriapoda, Crustacea и Hexapoda), Tardigrada, Onychophora, Nematoda, Nematomorpha, Kinorhyncha, Loricifera и Priapulida. При общем анализе в этих таксонах можно обнаружить все типы размножения, но внутреннее оплодотворение у этих животных оказывается превалирующим. Сперматозоиды, подразделяющиеся на (1) головку, включающую акросому и ядро с ядерной оболочкой, (2) среднюю часть с митохондриями, проксимальной центриолой и базальным тельцем и (3) жгутик, традиционно рассматриваются как *примитивные* (первичные, плезиоморфные); такие сперматозоиды обнаружены у немногих экдизозой, сохранивших внешнее оплодотворение: Priapulida, Xiphosura, Myriapoda. *Модифицированные* сперматозоиды – жгутиковые, но чрезвычайно удлинённые мужские гаметы – появляются с развитием внутреннего оплодотворения и созданием особых условий функционирования и жизнедеятельности сперматозоидов в половых путях самки. Внешне сходные, но независимо эволюционировавшие модифицированные сперматозоиды очень широко распространены среди экдизозой: Pycnogonida, Crustacea, Hexapoda, Tardigrada, Onychophora, Loricifera и Priapulida. У ряда беспозвоночных с внутренним оплодотворением модификация сперматозоидов заходит настолько далеко, что весьма затруднительно, а иногда и невозможно найти признаки примитивного прототипа в строении и даже развитии гаметы. Среди таких сперматозоидов радикально видоизменённые (безжгутиковые) сперматозоиды определяют как *абберрантные*. Анализ развития и строения абберрантных сперматозоидов показал, что у них есть общие цитологические черты, не связанные с филогенетическим родством: (1) отсутствие жгутика и аксонемы; (2) амебоидная форма и амебоидная подвижность на основе компонентов цитоскелета; (3) слабая конденсация хроматина; (4) отсутствие ядерной оболочки; (5) многочисленные немодифицированные митохондрии; (6) отсутствие

акросомы; (7) уникальные мембранные компоненты цитоплазмы; (8) большие размеры сперматозоидов за счет обширной цитоплазмы, наполненной разнообразными цитоплазматическими компонентами. Сперматозоиды такого строения обнаруживаются у широкого круга типов экдизозой: Euchelicerata, Myriapoda, Crustacea, Hexapoda, Nematoda, Nematomorpha, Kinorhyncha. Наиболее яркий пример aberrантных мужских гамет – амeboидные сперматозоиды нематод. Сперматозоиды нематод могут иметь огромные в сравнении с обычными сперматозоидами размеры, многие из них передвигаются с помощью псевдоподий. Цитоплазма сперматозоидов нематод включает не только уникальные клеточные компоненты, но и специфический, характерный только для этих клеток цитоскелетный белок MSP, ответственный за подвижность клеток. Aberrантные сперматозоиды богаты яркими морфологическими характеристиками, которые уже используются зоологами для успешного филогенетического анализа хелицеровых, десятиногих ракообразных и насекомых (Support:RSF 14-50-00034;RFBR14-04-00334).